Tome 49, nº 21. — Septembre 1942.

Beitrag zur Stammesgeschichte der Ratiten

Vergleich zwischen Emu-Embryo und entsprechendem Carinatenstadium

von

Hardy LUTZ
(Zürich)

(Aus dem zoologisch-vergl. anatomischen Institut der Universität Zürich.)

Mit den Tafeln 2 und 3 und 18 Textfiguren.

INHALTSVERZEICHNIS.

I. EINLEITUNG.

Morphologie und Anatomie der adulten Vögel sind gut erforscht. Auf Grund dieser Kenntnisse unterscheidet man allgemein zwischen *Carinaten* und *Ratiten*, wobei aber ihre gegenseitige Stellung auch heute noch nicht endgültig abgeklärt ist. Immerhin wurde vor allem durch die Untersuchungen von Fuerbringer (1888), Gadow (1891) und T. J. Parker (1891) die Ansicht, dass die Ratiten von flugfähigen Vögeln abstammen, gut begründet. Darnach wären diese Vorfahren der straussartigen Vögel in verschiedenen Merkmalen ursprünglicher gewesen als die rezenten Carinaten und wurden deshalb als Protocarinaten bezeichnet. Aus diesem Grunde müssten die Ratiten neben gemeinschaftlichen Merkmalen mit den Carinaten und solchen regressiver und progressiver Natur wahrscheinlich auch Eigenschaften besitzen, die als primitiv zu bewerten sind. Demgegenüber versuchten einzelne Autoren, z. B. Lindsay (1885), Wray (1887) und zuletzt noch Lowe (1928), immer wieder den Nachweis zu erbringen, dass sich die Ratiten, getrennt von den Carinaten, schon vom gemein-

samen reptilienartigen Vogelvorfahren, der Proavis, abgezweigt hätten, bevor diese die Flugfähigkeit erlangte. Um diese Streitfrage endgültig zu entscheiden, wären allerdings in erster Linie eindeutige paläontologische Beweise notwendig. So lange diese fehlen, kann aber neben der vergleichenden Anatomie auch ein Vergleich der Embryologie der Carinaten mit jener der Ratiten wertvolle Hinweise bringen. Nun ist wohl die Embryonalentwicklung der ersteren sehr gut untersucht, die der letzteren dagegen nur ganz mangelhaft bekannt. Einzig von *Apteryx* durch T. J. Parker (1891) und von *Struthio* durch Nassonow (1894-1896) liegen darüber zusammenhängendere Angaben vor. Diese sprechen in der Tat für die Ableitung der Ratiten von Protocarinaten. Daneben existieren noch einige Angaben über einzelne Embryonalstufen und Organanlagen, vor allem bei *Struthio*, während die übrigen rezenten Ratiten, *Rhea*, *Casuarius* und *Dromiceius*, bis heute nur lückenhaft oder gar nicht untersucht wurden. Dies ist umso bedauerlicher, als auch über die gegenseitige Verwandtschaft und systematische Stellung der verschiedenen Vertreter der Ratiten noch keine einheitliche Auffassung besteht (Lowe, 1928; Stresemann, 1927-1934; Miranda-Ribeiro, 1935). Anderseits ist das Fehlen von solchen Untersuchungen bei der Schwierigkeit der Beschaffung des notwendigen embryologischen Materials verständlich. Es muss deshalb jedesmal als ein Glücksfall betrachtet werden, wenn Embryonalstadien dieser Ratiten erhältlich sind und damit zur Abklärung der erwähnten Probleme beitragen können.

Herr Prof. Dr. Steiner stellte mir nun zwei Embryonalstadien von *Dromiceius novaehollandiae* zur Verfügung. In einer Publikation (Steiner, 1936) hatte er bereits über ihre äussere Gestaltung berichtet. Mir kam nun die Aufgabe zu, diese Embryonen auch morphologisch eingehender zu untersuchen und die sich daraus ergebenden Befunde mit denjenigen von entsprechenden Stadien carinater Vögel zu vergleichen. Die Durchführung dieses Vergleiches sollte sich nicht nur auf die gewohnten mikroskopischen Untersuchungsmethoden beschränken. Vielmehr erstrebte ich durch ein neuartiges Verfahren die Rekonstruktion je eines Embryos von *Dromiceius* und des entsprechenden eines Carinaten, um einen möglichst plastischen Eindruck von der Gestaltung eines ratiten und eines carinaten Vogels auf einer bestimmten ontogenetischen Entwicklungsstufe zu gewinnen.

An dieser Stelle möchte ich Herrn Prof. Dr. H. Steiner für die Anregung zu diesen Untersuchungen, für die Überlassung des wertvollen Materials, besonders der Emu-Keimlinge, und vor allem für die stete, mannigfache Unterstützung herzlichst danken. Zu grossem Dank verpflichtet bin ich auch Herrn Prof. Dr. J. Strohl, Direktor des Zoologischen Institutes der Universität Zürich, der mir die Durchführung meiner Arbeit ermöglichte, indem er mir alle Hilfsmittel seines Institutes bereitwilligst zur Verfügung stellte. Ebenfalls herzlichen Dank schulde ich dem Direktor des Zoologischen Museums der Universität Zürich, Herrn Prof. Dr. B. Peyer, für das Interesse, welches er meinen Rekonstruktionsmodellen, die in der Museumssammlung Aufstellung finden werden, entgegenbrachte. Ferner danke ich verbindlichst Herrn Dr. W. Knopfli, Assistent am Zoologischen Institut der Universität Zürich, für zahlreiche vom ihm gesammelte Carinatenembryonen, die mir zur Verfügung standen.

II. MATERIAL UND TECHNIK.

Die zwei Embryonen von *Dromiceius novaehollandiae* (Benennung nach Mathews und Iredale, 1921) wurden 1936 durch künstliche Bebrütung erhalten (Steiner, 1936). Beide Eier stammten von einem Brutpaar des zoologischen Gartens in Zürich. Der eine Keimling, dessen Alter genau 15 Tage betragen hatte, konnte tadellos fixiert werden (Taf. 2, Fig. 1 und 2), weshalb ich an ihm meine Hauptuntersuchungen durchführte und ihn zur Rekonstruktion wählte. Der andere dagegen war bei der Eröffnung des Eies am 30. Bruttage bereits abgestorben und schon etwas mazeriert, nachdem er wahrscheinlich ein Alter von etwa 20 Tagen erreicht hatte (Taf. 2, Fig. 4, und Taf. 3, Fig. 7). Trotzdem konnte er noch ordentlich fixiert und für gewisse Untersuchungen recht wohl gebraucht werden.

Um nun von Carinaten zu Vergleichszwecken entsprechende Entwicklungsstadien zu erhalten, legte ich je eine Serie von 24 Eiern der Hausente, *Anas boscas* var. *domestica*, und des Haushuhns, *Gallus bankiva* var. *domesticus*, in den Brutofen und entnahm ihnen dann nach genau 5 Tagen in einem Intervall von je 12 Stunden jeweilen 2 Eier von jeder Art. Es erwies sich in der Folge, dass bei *Gallus* ein 7-tägiger Embryo und bei *Anas* ein solcher von 8½ Tagen (Taf. 2, Fig. 3) dem jüngeren Keimling des Emu ziemlich genau entsprachen, während ein Hühnerembryo von 7½ Tagen und ein Entenembryo von 9½ Tagen die Entwicklungsstufe des ältern erreicht hatten. Zur Be-

brütung sämtlicher Eier diente ein Sartorius-Brutapparat mit Gasheizung, dessen Temperatur auf ca. 38° C gehalten wurde.

Die Fixation aller Embryonen erfolgte in Bouin'scher Flüssigkeit. In wässerigem Hämalaun wurden sie total gefärbt und nachher in gewohnter Weise in Alkohol entwässert und über Xylol in Paraffin, dem etwas Bienenwachs beigefügt war, eingebettet. Um für die Rekonstruktion lückenlose Serien zu erhalten, zerlegte ich sie in Sagittalschnitte von 25 μ Dicke, wobei tadellose Bänder erhalten wurden. Einzig beim ältern Embryo des Emu, bei dem wegen seiner Grösse Kopf, Rumpf, Flügel und Beine getrennt eingebettet worden waren, verursachte das Schneiden grosse Schwierigkeiten. Das mazerierte Gewebe war ausserordentlich brüchig. Immerhin gelang es, von den Flügeln und Beinen vollständige Serien herzustellen. Kopf und Rumpf dagegen zerbröckelten beim Schneiden.

Wie anfängliche Versuche zeigten, verhinderte das Aufkleben der Schnitte mit Eiweissglyzerin nicht, dass sich bei der nachherigen Färbung stets einige Schnitte von den Objektträgern loslösten und davonschwammen. Da ich für die Rekonstruktion aber auf unbedingt lückenlose Serien angewiesen war, genügte diese Methode nicht. Dagegen war das Aufkleben mit Agarlösung absolut zuverlässig und auch relativ einfach. Es wurden 0,4 Gewichtsteile Agar in 100 Teilen destilliertem Wasser zum Quellen gebracht, gekocht und heiss filtriert. Die Lösung wurde in einer Glasschale abgekühlt und bei einer Temperatur von 40—44° C gehalten. Dann legte ich von einem Schnittband ein Stück von entsprechender Länge sorgfältig auf diese Flüssigkeit. Die Paraffinschnitte glätteten sich bei dieser Temperatur rasch und gleichmässig und konnten mühelos auf einem saubern Objektträger aufgefangen und ausgerichtet werden. Anschliessend wurden sie an einem staubfreien Ort mindestens drei Tage lang zum Trocknen ausgelegt, kamen zur Entfernung des Paraffins in Xylol und wurden in Alkohol hinabgeführt. In 70% alkoholischem Eosin erfolgte die zweite Färbung, wonach sie wieder hinaufgeführt und schliesslich in Kanadabalsam eingeschlossen wurden. Bei dieser Methode löste sich kein einziger Schnitt vom Objektträger los und auch die Doppelfärbung Hämalaun-Eosin gelang ausgezeichnet.

Für die Rekonstruktion kam eine neuartige Methode zur Anwendung, welche Einblick in sämtliche Organsysteme und deren gegenseitige Lagebeziehungen gewährte. Rolshoven gab 1937 eine solche für die Darstellung histologischer Objekte an. Sie eignet sich, wie nun meine eigenen Versuche gezeigt haben, auch für embryologische Zwecke (Fig. 18, S. 390 und Taf. 2, Fig. 5 u. 6). Es handelt sich um die Methode der sog. Glasplattenmodelle. Nach dem von mir angewandten Verfahren werden die Schnitte des darzustellenden Gegenstandes in geeigneter Vergrösserung auf Papier gezeichnet. Die Zeichnungen werden hierauf einheitlich orientiert, dann mit verschiedenfarbigen Tuschen auf rechteckige, gleich grosse, möglichst dünne und saubere Glasplatten übertragen und diese nachher in richtiger Reihenfolge in die Führungs-

rillen eines Rahmengestells geschoben. Der Abstand zweier aufeinander folgender Zeichnungsebenen und demgemäss auch derjenige benachbarter Rillen ergibt sich aus Schnittdicke mal Vergrösserung, sodass in der Durchsicht ein in allen seinen Proportionen völlig naturgetreues Modell sichtbar wird. Damit dieses im vorliegenden Falle nicht zu gross und deswegen vor allem in Anbetracht der vielen Glasplatten nicht zu schwer würde, kam bloss eine zehnfache Vergrösserung in Frage, welche aber für meine Zwecke völlig genügte, da die Wiedergabe histologischer Einzelheiten nicht beabsichtigt war. Der grösste Längendurchmesser (Mittelhirn—Steiss) stellte sich so bei der Rekonstruktion des Emu-Embryos auf 18,5 cm, seine grösste Höhe (Stirn—Rückenmitte) auf 10,5 cm und seine grösste Breite (linkes Auge—rechtes Auge) auf 9,5 cm. Beim Embryo von *Anas* waren diese Masse nur um 1—2 cm kleiner. Das Format der Glasplatten musste entsprechend grösser gewählt werden, damit sich die Zeichnungen nicht bis an deren Ränder erstreckten. Denn in diesem Falle wäre die Sicht auf die Rekonstruktionszeichnungen, wie Versuche zeigten, beim schrägen Einblick in das Modell durch die Kanten des Gestells gestört worden. Ich liess deshalb die Platten genau rechtwinklig 32 : 25 cm zuschneiden, sodass ein freier Rand (Zeichnung—Glasrand) von ca. 7 cm verblieb. Die dünnsten Platten, die in dieser Grösse erhältlich waren, besassen eine Dicke von 0,7—0,9 mm. Es handelte sich um fehlerfreies Photoglas, das zu Diapositiven Verwendung findet. Das Rahmengestell, das die Platten aus Beleuchtungsgründen in vertikaler Anordnung aufzunehmen hatte, wurde an den vier kürzeren horizontalen Kanten in regelmässigen Abständen von je 2 mm mit Führungsrillen von 1,1 mm Breite versehen. In diese passten die Platten gerade noch ohne Spannung hinein. Bei der zehnfachen Vergrösserung und der Schnittdicke von 25 μ ergab sich beim Abstand von 2 mm zwischen zwei aufeinanderfolgenden Zeichnungsebenen, dass nur jeder achte Schnitt auf eine Glasplatte gezeichnet werden konnte, was ein Total von 47, resp. 42 Stück Glasplatten ergab. Die Durchsicht durch so viele Glasplatten und damit die Sichtbarkeit des Modells hätte kaum noch mehr solcher Glaszeichnungen zugelassen. Für meine Zwecke genügte die errechnete Anzahl im allgemeinen vollkommen. Einzelne Unzulänglichkeiten konnten noch behoben werden, indem ich auf die Glasplatten Details von Schnitten nahm, die nicht direkt im erwählten Schnitt der Achterreihe zu sehen waren. Jede Platte repräsentierte deshalb, wenn auch in stark vereinfachter Weise, gewissermassen eine Kombination von acht aufeinanderfolgenden Schnitten, also eine Schnittdicke von 0,2 mm, sodass eine lückenlose und trotzdem übersichtliche Rekonstruktion zustande kam. Jeder achte Schnitt wurde, zehnfach vergrössert, mittels eines Photovergrösserungsapparates auf durchsichtiges, glattes Pergamentpapier projiziert und auf diesem mit Farbstiften gezeichnet. Undeutliche Stellen und wichtige Einzelheiten aus andern Schnitten wurden nachher mit Hilfe des Mikroskops ausgearbeitet. Um die grösste dieser Zeichnungen, die ungefähr dem Mediansagittalschnitt entsprach, zeichnete ich als Richtmass das kleinste

Rechteck ein, in das sie eben noch hineinpasste. Es bildete gewissermassen einen Rahmen. Beim Emu betrugen dessen Seitenlängen, der Länge und Höhe des Embryos entsprechend, somit 18,5 : 10,5 cm. Dann legte ich die nächstfolgende Zeichnung auf dieses Ausgangsblatt und brachte sie zur Übereinstimmung, was mit absoluter Genauigkeit geschehen konnte, da die Blätter ja durchscheinend und die Verschiedenheiten der beiden Zeichnungen in Bezug auf die Umrisse und die Lage der innern Organe nur unbedeutend waren. Hierauf wurde das Orientierungsrechteck durchgepaust. Diese Zeichnung diente wieder als Ausgang für die nächste. So wurden sämtliche Blätter mit dem Orientierungsrechteck versehen. Bei der Übertragung dieser Zeichnungen auf die Glasplatten mussten nun die Rechtecke genau in die Mitte der Platten zu liegen kommen. Die Abstände, die die entsprechenden Seiten des Orientierungsrechteckes von denen der Glasplatte haben mussten, liessen sich ja ohne weiteres errechnen. Daraufhin zeichnete ich das Rechteck mit eben diesen Abständen auf ein weisses, undurchsichtiges, festes Papier von genau gleicher Grösse und Form wie die Glasplatten. Zur Übertragung einer Zeichnung auf das Glas legte ich ihr Orientierungsrechteck genau auf dasjenige des undurchsichtigen Papiers und leimte die beiden Bogen leicht zusammen. Die Glasplatte setzte ich so darüber, dass sich ihre Kanten mit denjenigen des undurchsichtigen Papiers deckten, und verfertigte die Glaszeichnung. Darnach trennte ich die beiden Bogen wieder und klebte in gleicher Weise die nächste Zeichnung auf das undurchsichtige Papier. So erreichte ich auf relativ einfache Art die einwandfreie Orientierung sämtlicher Zeichnungen auf den Glasplatten.

Die Glaszeichnungen selbst führte ich mit feinen Federn in farbigen Tuschen (Pelikan von Günther Wagner) aus. Eiweiss- und Lasurfarben besassen nicht genügend Leuchtkraft. Um die Durchsichtigkeit des Modells zu erhöhen, gab ich von allen flächenhaften Organen nur die Konturen an. Jedes Organsystem oder wichtige Organ erhielt eine besondere Farbe, Ektoderm z. B. schwarz, Nervensystem und Retina gelb, Knorpel dunkelblau, Herz und grosse Blutgefässe dunkelrot, Darmkanal und Chorda dorsalis dunkelgrün, Leber braun, etc. Muskeln und Bindegewebe brachte ich nicht zur Darstellung, da diese Organsysteme nicht zur Untersuchung gelangen sollten und als typisches Füllgewebe in ihrer Wiedergabe nur der Durchsicht der Glasplatten und dem räumlichen Eindruck geschadet hätten. Auch so zeigte es sich, dass nicht alle übrigen Organsysteme im gleichen Modell Platz finden konnten ohne der Durchsichtigkeit Abbruch zu tun. Daraus ergab sich die Notwendigkeit, von jedem der beiden Embryonen je zwei Modelle herzustellen, auf welchen getrennt voneinander je zwei Gruppen verschiedener Organe zur Darstellung gelangten.

Es ist selbstverständlich, dass nur völlig klare Glasplatten genügende Durchsichtigkeit gewährleisten. Zu diesem Zweck in Salzsäure und Alkohol gelegte und nachher gründlich abgetrocknete und gereinigte Platten nahmen jedoch die Tusche nur schlecht an. Es stellte sich heraus,

dass gerade die Fett- oder Detritusschicht, die durch diese Behandlung entfernt wird, die Tusche zum Haften bringt. Die Reinigung der Platten musste deshalb nur mit trockenem Pauspapier solange durchgeführt werden, bis sie klar waren. So wurde diese Schicht nicht völlig entfernt, sondern gleichmässig über die ganze Fläche verteilt. Das Zeichnen auf den so vorbereiteten Platten verursachte nun keine besondere Schwierigkeit mehr.

Die fertigen Glasplatten wurden mit den notwendigen Benennungen versehen und in richtiger Reihenfolge in die Rillen des Rahmengestells geschoben. Sie ergaben in ihrer Gesamtheit die erstrebte plastische Rekonstruktion bei genügender Durchsichtigkeit, die auch eine räumliche Vorstellung über die Lagerung und Gestaltung innerer Organe zuliess. Den günstigsten Einblick in ein solches Modell erhielt ich, wenn ich dieses vor ein senkrecht gespanntes, grosses Blatt aus mittelstarkem, milchweissem Pauspapier stellte, das von hinten her durch elektrisches Licht möglichst hell und gleichmässig erleuchtet wurde. In dieser Anordnung wurden auch die Photographien meiner Rekonstruktionsmodelle aufgenommen (vergl. Fig. 18 und Taf. 2, Fig. 5 u. 6).

Für Vergleichszwecke stand mir ein reichliches embryonales Material entsprechender Stadien von folgenden Arten zur Verfügung: *Meleagris gallopavo*, *Fulica atra*, *Podiceps cristatus*, *Anser anser*, *Cygnus olor*, *Columba livia*, *Syrnium aluco*, *Melopsittacus undulatus*, *Serinus canarius*, *Uroloncha acuticauda* und *Lacerta agilis*.

III. ÄUSSERE KÖRPERFORM.

Über die äussere Gestaltung des jüngern Emu-Keimlings hat Steiner (1936) bereits eine Mitteilung veröffentlicht. Der Vollständigkeit halber sollen diese Ergebnisse zum Teil nochmals aufgeführt und ihnen an Hand der Modelle weitere Einzelheiten beigefügt werden.

Die grösste Länge (Nacken—Steiss) des fixierten Keimlings betrug genau 20 mm. Trotz exakter zehnfacher Vergrösserung weist diese Strecke am Modell aber nur 18,5 cm auf. Diese Abweichung rührt von der nicht zu umgehenden Schrumpfung bei der Überführung des Objektes im steigenden Alkohol und Paraffin her. Da die Schrumpfung aber allseitig erfolgt, sind die gegenseitigen Proportionsverhältnisse dadurch wohl kaum verändert worden.

Die allgemeine Entwicklungshöhe des 15-tägigen Embryos von *Dromiceius* (Taf. 2, Fig. 1, 2 und 5) entspricht, wie schon erwähnt, ungefähr derjenigen eines 7-tägigen Embryos von *Gallus* und eines 8½-tägigen von *Anas* (Taf. 2, Fig. 3 und 6). Auch andere Carinaten durchlaufen entsprechende Stufen der Differenzierung, zeigen hierin also eine ziemliche Einheitlichkeit der äusseren Gestaltung ihrer Embryonen. Miranda-Ribeiro (1935) hält einen 18-tägigen Emu-Embryo besonders in Bezug auf die Gliedmassen für etwas weiter ent-

wickelt als den 7-tägigen Keimling eines Huhnes, was ja mit meinem Befund gut übereinstimmt. Für *Struthio* hingegen gibt Broom (1906) an, dass schon ein 10 bis 11 Tage alter Embryo diese Entwicklungsstufe erreicht habe, während nach Nassonow (1895) ein solcher von 10 Tagen erst einem 6-tägigen Hühnerembryo entspricht. Auf alle Fälle scheinen bei den Ratiten, entsprechend ihrer sehr verschieden langen Brutzeit, grössere Unterschiede zwischen Entwicklungszeit und Differenzierungshöhe zu bestehen. Im allgemeinen schreitet bei ihnen die Entwicklung in der ersten Hälfte der recht langen Brutdauer bis zur Erreichung der typischen Körper- und Organausbildung langsam vor, während in der zweiten Hälfte ein rasches Grössenwachstum einsetzt (Mehnert, 1895; Nassonow, 1894-96). Federpapillen sind beim 15-tägigen Embryo von *Dromiceius* nicht einmal in Spuren vorhanden, während bei entsprechenden Carinatenstadien solche eben sichtbar zu werden beginnen. Wie bei diesen weist sein Körper eine leichte, nach rechts konvexe Biegung auf, da auch bei ihm, wie bei allen Sauropsiden, die linke Seite dem Dotter aufliegt.

Der Gesamteindruck ist völlig derjenige eines typischen Vogelembryos, obwohl er deutlich schlanker und gestreckter erscheint als die entsprechenden Embryonen der Carinaten. Von entsprechenden Reptilienkeimlingen unterscheidet er sich jedoch auf den ersten Blick besonders durch die geringere mediale Krümmung der Wirbelsäule, den viel kürzeren und anders geformten Schwanz, gedrungeneren Rumpf und vogelhafte Ausprägung des Kopfes. In der Länge-Vertikalbreite-Proportion des ganzen Körpers (unter Länge verstehe ich die Nacken-Steisslänge, unter Vertikalbreite den grössten vertikalen Querdurchmesser des Rumpfes) kommt diese Verschiedenheit zunächst nicht deutlich zum Ausdruck, was vor allem, wie später gezeigt werden soll, durch die sehr verschiedene Hals- und Rumpf-Längenentwicklung und sogar durch die individuell beträchtlich schwankende Krümmung der Embryonen bedingt wird.

Länge-Vertikalbreite-Proportion verschiedener Vogel- und Reptilien-Embryonen auf einer dem 15-tägigen Emu-Embryo entsprechenden Entwicklungsstufe.

(Grösster Längendurchmesser = 1)

Dromiceius (Modell) .	1 : 0,32	*Podiceps*	1 : 0,37
Anas (Modell)	1 : 0,36	*Cygnus*	1 : 0,45
Gallus (Keibel und Abraham, 1900, Taf. I, Fig. 30)	1 : 0,40	*Columba* (etwas jünger)	1 : 0,44
		Melopsittacus	1 : 0,42
		Serinus	1 : 0,38

Meleagris	1 : 0,36	*Crocodilus* (Voeltzkow, 1899, Taf. VII, Fig. 50)	1 : 0,31
Vanellus (Grosser und Tandler, 1909, Taf. I, Fig. 27)	1 : 0,32	*Lacerta*	1 : 0,33
Fulica	1 : 0,37		

Auch in der relativen Horizontalbreite (grösster horizontaler Durchmesser des Rumpfes verglichen mit der grössten Länge) unterscheidet sich *Dromiceius* auf dieser Stufe nicht von einem Carinatenkeimling. (Dagegen fällt hier der Reptilienembryo durch seine viel beträchtlichere Schlankheit auf!)

Länge-Horizontalbreite-Proportion.

(Grösster Längendurchmesser = 1)

Dromiceius	1 : 0,39	*Podiceps*	1 : 0,40
Anas	1 : 0,32	*Cygnus*	1 : 0,30
Gallus	1 : 0,38	*Columba* (etw. jünger)	1 : 0,36
Meleagris	1 : 0,34	*Melopsittacus*	1 : 0,38
Fulica	1 : 0,35	*Serinus*	1 : 0,33
		Lacerta	1 : 0,28

Deutliche Abweichungen treten aber auf, sobald die einzelnen Körperabschnitte für sich betrachtet werden, da hierbei nämlich die Körperkrümmung keine störende Rolle mehr spielt.

Der Kopf erscheint beim Emu, wie schon Miranda-Ribeiro (1935) an einem 18-tägigen Keimling feststellte, sehr gross und zeigt die typische Vogelform (Taf. 2, Fig. 1 und 2); er ist relativ sehr breit, breiter als bei den meisten Carinatenembryonen.

Kopf: Höhe (Schnabelspitze—Mittelhirnwölbung)—
Breite (Auge zu Auge)-Proportion.

(Höhe = 1)

Dromiceius	1 : 0,99	*Podiceps*	1 : 0,85
Anas	1 : 0,87	*Cygnus*	1 : 0,875
Gallus	1 : 1,05	*Columba* (etw. jünger)	1 : 0,88
Meleagris	1 : 1,05	*Melopsittacus*	1 : 0,71
Fulica	1 : 0,90	*Serinus*	1 : 0,81

Die bedeutende relative Breite ist vor allem den stark hervortretenden Augen zuzuschreiben, die sehr gross sind, im Gegensatz zu den Embryonen von *Apteryx* und *Struthio*, die nach Keibel

(1906) gerade durch die Kleinheit der Augen auffallen. Doch ist die verschiedene Augengrösse kein tiefergreifendes Unterscheidungsmerkmal, da diese auch bei Carinaten artlich sehr stark wechselt. So erwähnt schon KEIBEL (1906) für die Embryonen von *Gallus* grosse, für diejenigen von *Anas* relativ kleine Augen. Immerhin sind diese Unterschiede nicht so bedeutend, wie man auf den ersten Blick annehmen möchte.

Grösster Durchmesser des linken Augenbulbus im Verhältnis zur Schädelhöhe als Einheit.

Dromiceius	0,61	*Podiceps*	0,46
Anas	0,49	*Cygnus*	0,44
Gallus	0,57	*Columba*	0,50
Meleagris	0,61	*Melopsittacus*	0,46
Fulica	0,45	*Serinus*	0,42

Auf jeden Fall kann die Augengrösse des Emu-Keimlings kein ursprüngliches Merkmal bedeuten, da sie auch bei den Carinaten ein so unterschiedliches Verhalten aufweist, abgesehen davon, dass sich die Reptilienembryonen, beispielsweise die von *Lacerta* und *Crocodilus*, eher durch kleine Augen auszeichnen.

Dagegen stellt die ausgesprochen ovale Form der Augen offensichtlich ein allgemeines Sauropsidenmerkmal dar. Man könnte sich höchstens fragen, inwiefern bei jenen Arten, bei welchen diese ovale Gestaltung stärker ausgeprägt ist als bei andern, dieses Merkmal als primitiver zu bewerten ist. Hierin besteht jedoch schon bei den Reptilien eine grosse Verschiedenheit, wie aus den nachfolgenden Angaben für *Lacerta* und *Crocodilus* hervorgeht, und auch innerhalb von Keimlingen der Carinaten lassen sich ausgesprochen ovale, aber auch runde Formen beobachten. Selbst die individuelle Schwankung ist sehr beträchtlich. Ohne deshalb aus diesem Merkmal weitergehende Schlüsse ziehen zu wollen, verweise ich auf die folgende Tabelle.

Auge: Kleinster Durchmesser der Cornea im Verhältnis zum grössten als Einheit.

Dromiceius	0,92	*Vanellus*	ca. 0,90
Anas	0,98	*Crocodilus*	ca. 0,75
Gallus	0,87	*Lacerta*	0,85

Unter der ziemlich grossen, runden Pupille hebt sich die noch bedeutend grössere Linse deutlich ab. Die Cornea erscheint völlig glatt und weist noch keine papillenartigen Höcker auf.

Im Gegensatz zu den Embryonen von *Struthio* und *Apteryx*, bei denen nach KEIBEL (1906) die Mittelhirnwölbung nur schwach entwickelt ist, zeigt sie bei *Dromiceius* eine kräftige Ausbildung, die ganz an die Verhältnisse bei den Carinaten erinnert. Auf alle Fälle unterscheidet sie sich eindeutig von der nur schwach ausgeprägten Mittelhirngegend der Reptilienkeimlinge. Die Vorderhirnwölbung ist gleichfalls, wie bei den Carinaten, gut entwickelt. An dem schwachen, kurzen Schnabel ragt der dreieckige, nasenförmige Oberkiefer über den Unterschnabel hervor und gleicht dem des erwachsenen Tieres in keiner Weise. Dicht lateral von seiner Basis befinden sich die kleinen, unauffälligen Nasenöffnungen. Der schlanke Unterkiefer erinnert insofern an die Verhältnisse bei den Reptilien, als er gleichmässig nach aufwärts gekrümmt ist und die Mundspalte bis weit zum hintern Augenrande reicht. Die Ohröffnungen, die in der Verlängerung der Mundspalte, nahe am Ende derselben, hinter dem Augenrande liegen, stellen ziemlich grosse, ungefähr ovale Vertiefungen dar. Ein merkbarer Unterschied gegenüber den entsprechenden Bildungen der Carinaten ist nicht vorhanden. Auf der Rückenseite des Kopfes, nur wenig hinter der Erhebung des Mittelhirnes, fallen die beiden erstmals von STEINER (1936) beschriebenen, kleinen, schmalen, länglichen, zur Mediansagittalebene des Körpers senkrecht stehenden Wülste auf (Taf. 2, Fig. 1 und 2). Es handelt sich um paarige, faltenartige Auswüchse der Haut, die nur von lockerem Bindegewebe ausgefüllt sind. Die Bedeutung dieser Bildungen, die von keinem andern Sauropsiden bekannt sind, bleibt rätselhaft. Möglicherweise handelt es sich um eine Hautfaltenbildung, die dadurch entstanden ist, dass die zwei benachbarten Hautbezirke Hinterkopf und Nackenhalsregion ein verschieden intensives Hautwachstum aufweisen. Insbesondere scheint mir im Hinblick auf die spätere sehr starke Längenentwicklung, welche die Halsregion durchläuft, wahrscheinlich, dass der Halsbezirk derjenige mit dem stärkern Wachstum ist und durch seine auf diesem Stadium beginnende kräftige Ausdehnung jene Wülste aufwirft. Dadurch würde auch verständlich sein, weshalb beim ältern Emu-Embryo, bei welchem die Halsstreckung

schon zum Teil durchgeführt ist, diese Bildungen nicht mehr vorhanden sind.

Der Hals des jüngern Keimlings von *Dromiceius* setzt sich sowohl vom Kopf wie vom Rumpf deutlich ab und erscheint gegenüber demjenigen der Carinatenkeimlinge weder verlängert noch dünner zu sein. Die für den adulten Emu charakteristische Streckung setzt also erst auf einem spätern Stadium ein.

Auf dem Halsrücken, zu beiden Seiten der Wirbelsäule, sind besonders im cranialen Abschnitt die Grenzen der Somiten deutlich wahrnehmbar. Auffällig sind zwei auf der ventralen Seite des untern Halsabschnittes symmetrisch zur Mediansagittalebene gelegene, rundliche, papillenförmige Erhebungen (Taf. 2, Fig. 1). Es handelt sich um Opercularbildungen, wie solche auch bei andern Vogelembryonen an der gleichen Stelle vorkommen. So besitzen z. B. unter den Carinaten *Serinus*, *Gallus*, *Anas* (Taf. 2, Fig. 3) und *Vanellus* auf der ventralen Seite des untern Halsansatzes eine verschieden grosse, aber stets deutliche, jedoch unpaare Opercularfalte. Bei den Ratiten erwähnt T. J. Parker (1891) bei *Apteryx* auf jeder Körperseite ein sehr gut entwickeltes Operculum, das vom Hyoidbogen nach rückwärts reicht, und Nassonow (1895) beschreibt bei *Struthio*-Embryonen ein Paar sehr grosse, seitliche, nach unten und hinten auslaufende Opercula. Seine damalige Ansicht, dass das Operculum eine für die Ratiten charakteristische Bildung sei, die den Carinaten fehle, widerruft er schon im folgenden Jahre (Nassonow, 1896) ausdrücklich. Dagegen stimmen die Opercula von *Apteryx*, *Struthio* und *Dromiceius*, im Gegensatz zu dem der Carinaten, in der deutlich getrennten, paarigen Ausbildung überein. Auch bei den Carinaten geht jedoch die unpaare Opercularfalte aus einer paarigen Bildung durch mediane Verschmelzung hervor. Es hat somit durchaus den Anschein, dass wir das Verhalten der Anlage dieses rudimentären Organes beim Emu, Kiwi und Strauss als primitiver zu bewerten haben. Bei allen Vögeln verschwindet es auf spätern Stadien; so besitzt der ältere Emu-Keimling bereits keine Opercularpapillen mehr.

Als auffälligstes Merkmal erscheint beim Emu-Embryo der eigentliche Rumpf verhältnismässig langgestreckt, ungefähr walzenförmig und, mit Ausnahme des hintersten Abschnittes, der Steissregion, nur wenig gekrümmt. Gegenüber entsprechenden Stadien der Carinaten mit ihrem gedrungenen, fast plumpen

Rumpf fällt diese Schlankheit auf und zeigt nun deutlich eine Annäherung an die Verhältnisse bei Reptilien, worüber die folgende Tabelle orientiert.

Rumpf: Vertikale Breite (Brust—Rückenseite) im Verhältnis zur grössten Länge (unterer Halsansatz—Steiss) als Einheit.

Dromiceius	0,60	*Podiceps*	0,69
Anas	0,72	*Cygnus*	0,71
Gallus	0,72	*Columba* (etwas jünger)	0,83
Meleagris	0,70	*Melopsittacus*	0,69
Vanellus	0,67	*Serinus*	0,71
Fulica	0,71	*Crocodilus*	0,55
		Lacerta	0,50

Die Herzregion tritt kräftig hervor und ist bedeutend voluminöser als bei entsprechenden Carinatenstadien. Sie dominiert über die Bauchgegend, aus welcher sich die Nabelhernie vorwölbt. Dahinter befindet sich, gerade am Anfang des Schwanzes, der kleine, rundliche, von einem ringförmigen Kloakalwulst umgebene Geschlechtshöcker, der bei embryonalen Carinaten und Sauriern in gleicher Weise ausgebildet ist. Von einer Crista sterni ist auf der ganzen Ventralseite der Brust keine Spur zu sehen. Auf dem Rücken kann man zu beiden Seiten der Wirbelsäule von der Ansatzstelle der vordern Extremität bis fast zur Steissgegend die Grenzen der Somiten wie bei den Embryonen der übrigen Sauropsiden erkennen.

Der Rumpf setzt sich ohne deutliche äussere Grenze in den stumpfen, konischen Schwanz fort (Taf. 2, Fig. 5). Im Vergleich zur embryonalen Schwanzanlage der Carinaten (vergl. Taf. 2, Fig. 3) lässt sich hier schon deutlich die beginnende Reduktion desselben beobachten, die ja beim Emu im adulten Zustand so weit fortgeschritten ist wie kaum bei einem andern Vogel.

Hinsichtlich der Extremitäten ist das nach KEIBEL (1906) für die Ratiten charakteristische frühzeitige Zurückbleiben der Flügelanlage gegenüber der Beinanlage bei *Dromiceius* sehr ausgeprägt, stärker noch als bei *Struthio*. Bei den Carinaten sind dagegen auf den entsprechenden Entwicklungsstadien, abgesehen von verschiedenen, im einzelnen recht interessanten, kleinen Abweichungen, auf die hier jedoch nicht näher eingegangen werden kann, die vordere und hintere Extremität ungefähr gleich lang. Genauere

Messungen an den mir zur Verfügung gestandenen Embryonen ergaben folgendes:

Länge der Flügel- und Beinanlage im Verhältnis zur grössten Länge des Rumpfes als Einheit.

(Die Stadien A entsprechen dem 15-tägigen, die Stadien B dem ca. 20-tägigen Embryo von *Dromiceius*.)

	Vorder-Extremität	Hinter-Extremität
Dromiceius, 15-tägig	0,23	0,63
Dromiceius, ca. 20-tägig	0,34	1,00
Struthio, ca. 10-tägig (Nassonow, 1895) .	0,31	0,31
Struthio, 15-tägig (Lindsay, 1885) . . .	0,40	0,95
Apteryx B (T. J. Parker, 1891)	0,32	0,91
Anas A	0,52	0,55
Anas B	0,59	0,71
Gallus A	0,44	0,44
Gallus B	0,70	0,94
Meleagris A	0,60	0,90
Meleagris B	0,71	0,92
Vanellus A	0,54	0,62
Vanellus B (Grosser und Tandler, 1909, Taf. II, Fig. 31)	0,83	0,90
Fulica A	0,78	0,70
Fulica B	0,82	1,00
Podiceps A	0,59	0,51
Podiceps B	1,10	1,10
Cygnus A	0,41	0,47
Cygnus B	1,15	1,15
Columba, etwas jünger als A	0,58	0,50
Columba B	0,95	0,84
Syrnium B	1,00	1,10
Melopsittacus A	0,56	0,56
Singvogel A (*Serinus*)	0,54	0,54
Singvogel, etwas älter als B (*Uroloncha*)	0,94	1,30
Crocodilus A	0,37	0,46
Crocodilus B (Voeltzkow, 1899, Taf. VIII, Fig. 60)	0,55	0,55
Lacerta A	0,47	0,50
Lacerta B	0,62	0,66

Die relative Kürze der Flügelanlagen beruht beim 15-tägigen Emu-Embryo allein auf der kümmerlichen Entwicklung derselben, denn die hintere Extremität fällt in ihrer Grössenentwicklung nicht

aus dem Rahmen der bei den Carinaten bestehenden Verhältnisse. Beim 10-tägigen Straussenembryo bleibt sie sogar gegenüber den Carinaten gewaltig im Rückstand. Auf wenig älteren Stadien hat aber die Länge der Beinanlagen bedeutend zugenommen und macht beim ca. 20-tägigen Embryo von *Dromiceius* und beim 15-tägigen von *Struthio* bereits die Rumpflänge aus, während sie im allgemeinen nur bei entsprechenden Embryonen langfüssiger Carinaten ungefähr denselben Wert erreicht hat. Auch dieser Unterschied beweist, dass die Ratiten in der Ausbildung der Extremitäten im Hinblick auf ihre terrestrische Lebensweise eine spezifische Entwicklung eingeschlagen haben.

Die Anlage der vordern Extremität weist beim 15-tägigen Embryo von *Dromiceius* wie bei allen entsprechenden Sauropsidenstadien im Ellbogen eine deutliche Knickung von ca. 100° auf und verläuft von da an bis zur Spitze wie bei den Carinaten in ventraler, nicht wie bei den Sauriern in mehr oder weniger caudaler Richtung. Auch sonst erweckt sie, abgesehen von der erwähnten geringen Grössenentwicklung, durchaus den Eindruck eines typischen Carinatenflügels (vergl. Taf. 2, Fig. 1). So sind in der ziemlich breiten und schaufelförmigen Handplatte nur drei, nicht wie bei den Reptilien fünf Fingerstrahlen sichtbar, und zudem ist die gesamte Hand mit dem III. und II. Finger bereits in typischer Weise ulnarwärts abduziert. Nach Nassonow (1895) stimmen auch beim 10-tägigen Straussenkeimling Form und Lage der Flügelanlagen mit denjenigen von Hühnerembryonen überein, und T. J. Parker (1891) beschreibt bei *Apteryx* ein Stadium mit einer tridactylen Hand, auf das ein solches mit einem charakteristischen Flügel folgt.

Die Beinanlagen verlaufen ähnlich wie bei entsprechenden Carinatenstadien ziemlich gerade ventralwärts, zeigen aber in der Dicke eine kräftigere Ausbildung. Der Oberschenkel grenzt sich gegen den Rumpf noch nicht völlig ab, desgleichen lassen sich noch nicht alle Abschnitte des Beines eindeutig unterscheiden. Die in sagittaler Richtung gestellte Fussplatte ist gross, im Umriss abgerundet dreieckig und deutlich dreistrahlig. In diesem Merkmal stimmt *Dromiceius* mit entsprechenden Entwicklungsstadien terrestrischer Carinaten (*Gallus*, *Vanellus*) überein, während bei andern Vögeln mit typischem Greiffuss auf diesem Stadium noch die deutliche Anlage des Daumens dazukommt. Es tritt somit bei

Dromiceius in der Fussentwicklung schon frühzeitig die Reduktion des I. Fingerstrahles auf.

Übergehend zum ca. 20-tägigen Embryo von *Dromiceius* mit einem grössten Längendurchmesser von 26,0 mm ist allgemein hervorzuheben, dass er bereits deutlich die Entwicklung in der Richtung zum fertigen Typus des Emu eingeschlagen hat und damit gegenüber dem jüngern Keimling einige bedeutende Abweichungen aufweist (vergl. Taf. 2, Fig. 4 und Taf. 3, Fig. 7). Bei ihm treten nun die ersten Anlagen der Federpapillen auf, die sich, worauf Steiner (1936) schon Gewicht legte, in ihrer Grösse und Dichte der Anordnung in keiner Weise von den Verhältnissen bei Carinaten unterscheiden. Da aber beim adulten Emu die Federn ausserordentlich dicht stehen, muss somit gegenüber der ersten embryonalen Anlage eine spätere Vermehrung ihrer Zahl eintreten, „was kaum als ein ursprüngliches Verhalten bewertet werden kann". Dafür spricht auch, dass die Schwanzregion der Ratitenembryonen schon frühzeitig eine merkliche Reduktion aufweist und nicht die bei den Carinatenembryonen an den *Archaeopteryx*-Schwanz erinnernde Ausbildung mit den biserial angeordneten Anlagen der Schwanzfederpapillen durchläuft (Steiner, 1938).

Der Gesamthabitus hat sich wesentlich geändert und dem adulten Zustand genähert. Der Kopf ist relativ kleiner und vor allem ganz bedeutend schmaler geworden, auch wenn von der starken Schrumpfung des vorliegenden Exemplars abgesehen wird. Gleicherweise konstatiert Miranda-Ribeiro (1935) bei seinem 23-tägigen Emu-Keimling ebenfalls einen schmalern Kopf als auf jüngern Stadien. Die Augen sind im Verhältnis zum Kopf klein und viel ovaler geworden. Die Mittelhirnregion tritt kaum mehr hervor und an Stelle der Vorderhirnwölbung ist eine allerdings flache interokulare Einsenkung getreten. Der Schnabel hat an Länge beträchtlich zugenommen und sich der definitiven Form genähert. Der Oberkiefer springt kräftig vor und verbreitert sich ein wenig an der Spitze. Die Mandibulae sind ungefähr in ihrer Mitte ziemlich plötzlich aufwärts gebogen und vorne an der Vereinigungsstelle angeschwollen. Eine Ähnlichkeit mit dem Unterkiefer entsprechender Reptilienstadien besteht nicht mehr. Die Ohröffnungen haben sich schlitzartig verschmälert.

Der Hals hat sich, was aus der nachstehenden Tabelle hervorgeht,

bedeutend gestreckt und ist relativ dünner geworden. Er ist ca. 3 mal so lang wie breit und eher etwas stärker gekrümmt als früher. Eine gleichartige Entwicklung macht sich bei *Struthio* und bei den ausgesprochen langhalsigen Carinatenformen geltend. Somitengrenzen lassen sich nicht mehr erkennen.

Halslänge (oberer—unterer Halsansatz, in Halsmitte gemessen) und kleinste Halsvertikalbreite im Verhältnis zur grössten Länge des Rumpfes als Einheit.

	Länge	Vertikalbreite
Dromiceius, 15-tägig	0,55	0,30
Dromiceius, ca. 20-tägig	0,68	0,21
Struthio, ca. 10-tägig	0,42	ca. 0,31
Struthio, ca. 15-tägig	0,56	0,17
Apteryx B	0,57	0,30
Anas A	0,71	0,31
Anas B	0,60	0,27
Gallus A	0,60	0,30
Gallus B	0,62	0,30
Meleagris A	0,55	0,30
Meleagris B	0,58	0,25
Vanellus A	0,53	0,31
Vanellus B	0,48	0,22
Fulica A	0,67	0,28
Fulica B	0,68	0,23
Podiceps A	0,68	0,23
Podiceps B	0,93	0,20
Cygnus A	0,68	0,31
Cygnus B	0,86	0,18
Columba, etwas jünger als A	0,25	0,25
Columba B	0,42	0,26
Syrnium B	0,39	0,21
Melopsittacus A	0,44	0,22
Singvogel A (*Serinus*)	0,50	0,33
Singvogel, etwas älter als B (*Uroloncha*)	0,27	0,25
Crocodilus A	0,21	0,33
Crocodilus B	0,18	0,37
Lacerta A	0,27	0,39
Lacerta B	0,21	0,46

Beim Rumpf ist die Vertikalbreite-Länge-Proportion fast gleich geblieben. Dagegen ist er seitlich stark zusammengefallen und erscheint deshalb viel schmaler als auf dem jüngern Stadium

(vielleicht ist damit bereits die Ausbildung des schmalen Brustkorbes des adulten Emu, als spezifische Anpassung an das Durchschlüpfen im Dickichte, angebahnt). Die Brust tritt noch immer kräftig hervor. Die Somitengrenzen auf der Rückenseite sind verschwunden. Von einer Crista auf der Ventralseite findet man auch auf diesem Stadium keine Anzeichen, obwohl MIRANDA-RIBEIRO (1935) bei seinem 23-tägigen *Dromiceius*-Embryo einen niedrigen, aber scharfen Kiel erwähnt, der auch auf seiner allerdings nicht sehr guten Abbildung sichtbar sein soll. Der Geschlechtshöcker hat an Grösse zugenommen und wird auf der Kuppe durch einen schwach ausgeprägten sagittalen Einschnitt in zwei Hälften geteilt (vergl. Taf. 3, Fig. 8).

Am Schwanz fällt im Gegensatz zu Carinaten und Reptilien noch stärker als auf dem jüngern Stadium seine konische Form mit dem eigenartig abgerundeten Ende auf (Taf. 3, Fig. 7), als Ausdruck zunehmender Reduktion. Eine Anlage der Bürzeldrüse fehlt; doch konnte MIRANDA-RIBEIRO (1935) eine solche beim 23-tägigen Emu-Keimling feststellen. Nach FUERBRINGER (1888) und GADOW (1891) fehlt allen Ratiten die Bürzeldrüse, während STRESEMANN (1927-1934) eine solche beim erwachsenen *Apteryx* und bei Ratitenembryonen erwähnt. MIRANDA-RIBEIRO (1935) fand sie ebenfalls beim adulten *Apteryx*. Die Untersuchungen von PYCRAFT (1901) ergaben das Vorkommen dieser Drüse bei *Rhea*-Embryonen und ältern Keimlingen sowie Nestlingen von *Dromiceius* und das völlige Fehlen bei *Struthio* und *Casuarius*. Auf alle Fälle bedeutet dieses unzweifelhafte Auftreten einer, wenn auch nur noch rudimentären Bürzeldrüse bei den Ratiten, und speziell beim Emu, eine weitere auffällige Übereinstimmung mit den flugfähigen Carinaten, wo dieses Organ für die Erhaltung der Funktionstüchtigkeit des Federkleides eine besondere Wichtigkeit besitzt.

Die vordere Extremität erscheint ungemein schmal im Vergleich zu den entsprechenden Stadien der Carinaten. Gegenüber dem 15-tägigen Keimling hat sie sich wohl noch gestreckt, kaum aber verbreitert. Der Ellbogenwinkel beträgt nun etwa 90°. Die Hand ist am Unterarm nach rückwärts abgedreht, stark verschmälert und lässt die Anlage von zwei Fingerstrahlen erkennen, des zweiten und des dritten, wobei der erstere an Länge den andern übertrifft. Bei dem 23-tägigen Stadium findet MIRANDA-RIBEIRO (1935) bereits keinen dritten Finger mehr.

Auch die Anlagen der Beine sind durch die gewaltige Längenzunahme schlanker geworden und erinnern auffällig an die adulten Verhältnisse. Die einzelnen Abschnitte lassen sich auf den ersten Blick erkennen und gegeneinander abgrenzen. Der Oberschenkel hebt sich deutlich vom Rumpf ab und nimmt eine cranioventrale Richtung ein. Er ist ausserordentlich muskulös und massig entwickelt. Im Kniegelenk ist das Bein fast rechtwinklig gebogen, sodass der Unterschenkel nun nach unten und rückwärts verläuft. Besonders im proximalen Abschnitt besitzt er ebenfalls infolge starker Muskelmassen eine gedrungene Form. Der Tarsometatarsus ist merkwürdigerweise noch etwas mehr nach rückwärts gedreht als der Unterschenkel, sehr stark verlängert und relativ dünn. Auch die Fussplatte hat eine entsprechende Drehung erfahren, wodurch nun die Sohlenfläche völlig dorsalwärts schaut. Die drei nach vorn gerichteten Zehenstrahlen sind ganz frei und gut ausgebildet, am stärksten der mittlere, während von der Anlage eines Daumens keine Spur zu sehen ist. Die am besten entwickelte dritte Zehe besitzt an ihrer Spitze bereits eine Andeutung der Kralle. Damit ist im wesentlichen die typische Ausbildung des dreizehigen Lauffusses des Emu bereits vorgezeichnet.

IV. SKELETTSYSTEM.

A. Allgemeines.

Sowohl beim 15-tägigen Embryo von *Dromiceius* wie beim entsprechenden von *Anas* ist die Chorda dorsalis noch in ihrer ganzen ursprünglichen Länge entwickelt, d. h. sie erstreckt sich vom Infundibulum bis zum Schwanzende. Sie ist überall gleichmässig vakuolisiert. Infolge der von vorn nach hinten fortschreitenden, zunehmenden Verknorpelung der Wirbelsäule wird sie immer mehr eingeengt, weshalb ihre Dicke, die beim Emu verglichen mit der Ente nur wenig grösser erscheint, nach hinten allmählich etwas zunimmt. Bereits treten an ihrer vordern Hälfte die ersten Anzeichen der beginnenden intervertebralen Einschnürungen auf.

Das eigentliche Skelettsystem befindet sich grösstenteils im Knorpelstadium. Aus Vorknorpel bestehen vor allem noch umfangreiche Teile des Primordialcraniums, der Rippen, sowie der

peripheren Abschnitte des Extremitätenskelettes. Verknöcherungen finden sich noch nirgends. Von den Deckknochen lassen sich nicht einmal Spuren ihrer bindegewebigen Anlagen feststellen. Unterschiede ganz allgemeiner Art in der Verknorpelung zwischen Emu und Ente sind nicht vorhanden.

Da sich für Vergleichszwecke nur relative Längenmasse eignen, wurde im folgenden als Masseinheit die schon von Fürbringer (1888) als am günstigsten betrachtete und von ihm verwendete m i t t l e r e L ä n g e e i n e s D o r s a l w i r b e l s genommen. Sie ergibt sich aus der Summe der Längen der einzelnen Dorsalwirbel (Costalwirbel) dividiert durch deren Anzahl. Am Modell misst auf diese Weise die Einheit beim Emu 4,4 mm, bei der Ente 4,0 mm. Die Lage und Anzahl der Dorsalwirbel wurden durch Abzählen vom Atlas her bestimmt. Sollten sich die Regionen bei den beiden Embryonen trotzdem nicht völlig entsprechen (es könnte sich um eine Verschiebung von höchstens 1—2 Wirbeln handeln), so würden dadurch die Messresultate nicht wesentlich beeinflusst, da alle Wirbel in der betreffenden Region praktisch die gleiche Länge besitzen.

B. Kopfskelett.

Die Chorda dorsalis, die beim Embryo des Emu (Fig. 1) sehr deutlich viel weniger gekrümmt erscheint als bei demjenigen der Ente (Fig. 2), ist noch völlig erhalten, zeigt aber auch im hintern Teile keinerlei Anzeichen von metameren Verdickungen, wie solche auf jüngern Stadien auftreten und den intravertebralen Erweiterungen im Bereiche der Wirbelsäule entsprechen sollen. Ihr vorderstes Ende krümmt sich hakenförmig ventralwärts, was für alle Embryonen mit einer starken Mittelhirnbeuge charakteristisch ist (Gaupp, 1906). Bei *Anas* liess sich diese Knickung im vorliegenden Exemplar nicht mehr nachweisen, was aber sicher nur eine individuelle Besonderheit darstellt, indem sie selbst bei ältern Stadien derselben Art noch wahrnehmbar ist. Auch bei entsprechenden Stadien von *Gallus* kommt sie noch deutlich vor. Diese sog. Chordakrücke berührt bei *Dromiceius* beinahe die Hinterwand der Rathke'schen Tasche an deren Grenze mit dem Infundibulum. Auf jüngern Entwicklungsstufen besteht übrigens ganz allgemein, wie schon Kann (1888) eindeutig nachgewiesen hat, eine direkte Verbindung mit dieser. Mit Ausnahme dieser Stelle liegt sonst die Chorda völlig im Knorpelgewebe, in der Basalplatte. Diese stellt

zusammen mit dem mit ihr verwachsenen prächordalen Abschnitt des neuralen Primordialcraniums die umfangreichste einheitliche Knorpelbildung des ganzen Körpers dar. Der Winkel, den diese beiden Hauptabschnitte einschliessen (sog. Scheitelbeuge), streckt sich nach SUSCHKIN (1899) bei den Raubvögeln im Laufe der Entwicklung von ca. 100° bis 160°. Beim Emu-Keimling erweist sich dieser Winkel um gut 10° grösser als bei *Anas* (vergl. Fig. 1 und 2), obwohl sich beide Stadien in der Embryonalentwicklung völlig entsprechen. Weitere auffällige Unterschiede bestehen auch in der Länge der beiden Abschnitte, worüber die beiden Abbildungen und die nachfolgende Tabelle Auskunft geben.

Länge in Dorsalwirbeleinheiten.

	Dromiceius 15-tägig	*Anas* 8 ½-tägig
Relative Länge des Meckel'chen Knorpels . .	6,7	8
Relative Länge der Basalplatte	7,9	7,0
Relative Länge der Trabekel	9,1	7,0
Länge der Basalplatte im Verhältnis zu derjenigen der Trabekel als Einheit	0,88	1
Winkel zwischen Basalplatte und Trabekel .	120°	110°

Gegenüber der Wirbelsäule setzt sich die schüsselartige, flache Basalplatte scharf ab. Sie stellt einen verschieden dicken Knorpelbelag um die Chorda dar, welche dadurch sowohl bei *Dromiceius* wie bei *Anas* teilweise recht exzentrisch liegt. Von der Entstehung aus zwei seitlichen Parachordalia lässt sich nichts mehr nachweisen. Deutlich erkennt man aber die beiden hintereinander gelegenen Abschnitte der Basalplatte, die Pars occipitalis und die Pars otica. Letztere ist etwas länger und in ihrer lateralen Partie viel dicker. Der aus dem Gehirn zu beiden Seiten der Basalplatte austretende Nervus accessorio-vagus grenzt die zwei Regionen voneinander ab. Die Pars occipitalis ist vor allem durch eine gewisse Segmentierung charakterisiert, ähnlich wie eine solche auch im darüber liegenden Hirnstamm durch den Austritt der Gehirnnervenwurzeln nachgewiesen werden kann. Durch zwei deutliche, metamer aus dem Nachhirn austretende Wurzelpaare des Hypoglossus wird die Pars occipitalis in drei aufeinanderfolgende Abschnitte gegliedert, von denen die beiden hinteren die auf einem frühern Stadium mit der Basalplatte verschmolzenen und erstmals von SONIES (1907) als

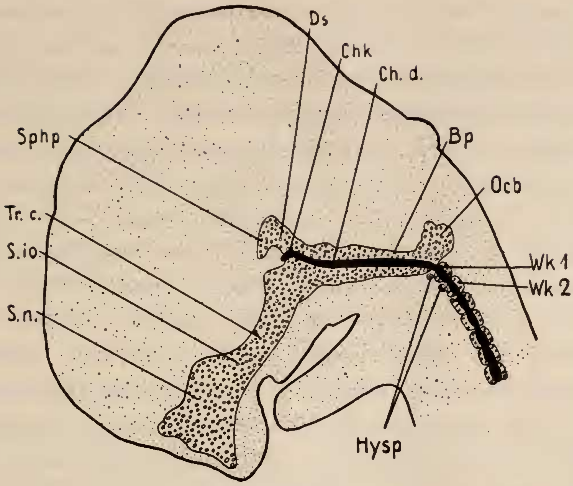


FIG. 1.
Dromiceius, 15-täg. Embryo.
Mediansagittalschnitt durch das knorpelige Kopfskelett. Erklärung der Abkürzungen siehe S. 392. (Schematisierte Kombinationszeichnung aus mehreren Schnitten.) — Vergr. 6,7 ×

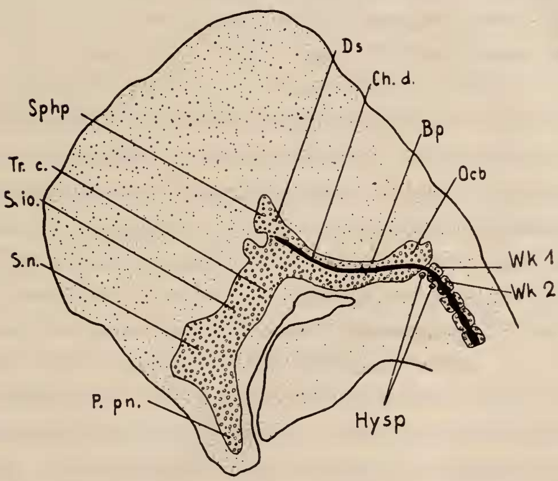


FIG. 2.
Anas, 8 ½-täg. Embryo.
Mediansagittalschnitt durch das knorpelige Kopfskelett. (Schematisierte Kombinationszeichnung aus mehreren Schnitten.) — Vergr. 6,7 ×

solche erkannten Occipitalwirbel darstellen. Die von ihnen seitlich entspringenden kurzen Knorpelspangen, die schon von Froriep (1883) als Homologa der neuralen Wirbelbogen bestimmt und als Occipitalbogen bezeichnet wurden, fliessen ausserhalb der Hypoglossuswurzeln wieder zusammen und legen sich seitlich und hinten schalenartig um das Ende der Medulla oblongata. Zu einer völligen Umschliessung derselben kommt es aber bei weitem nicht; desgleichen erreichen sie die erst vorknorpeligen Ohrkapseln nicht. Beim Emu und, allerdings weit weniger deutlich, auch bei der Ente und beim Hühnchen, tritt vor den beiden erwähnten Wurzelpaaren des Hypoglossus noch ein drittes, kümmerliches auf, das den Knorpel nicht zu durchdringen vermag (Taf. 3, Fig. 8). Die Abtrennung eines weiteren Occipitalbogens wird somit zwar nicht erreicht, wohl aber angedeutet. Bei frühern Stadien von *Gallus* konnten Jager (1926) und bei solchen von *Anas* Beer und Barrington (1934) sogar vier Wurzelpaare des Hypoglossus und damit vier Occipitalbogenpaare nachweisen. Dieses vierte Bogenpaar kann auch beim Emu-Keimling noch erkannt werden, denn die Basalplatte weist dicht vor der vordersten rudimentären Hypoglossuswurzel einen konzentrisch geschichteten, rundlichen Knorpelkern auf, der sich vom übrigen Gewebe deutlich abhebt. Knorpelige Cranialrippen fehlen bei *Dromiceius* und den untersuchten Carinatenstadien.

In ihrem vorderen medianen Teil geht die Pars occipitalis kontinuierlich in den Knorpel der Pars otica über, welche sich durch das anfängliche Fehlen jeglicher Metamerie auszeichnet. Sie hat bei *Dromiceius* im wesentlichen die gleiche Gestalt wie bei *Anas* und *Gallus*. Die mediale, die Chorda umfassende Gegend, ist schmal und flach, während sich besonders die hintern Randpartien gegen die Ohrkapsel hin ziemlich weit lateralwärts erstrecken und an Dicke beträchtlich zunehmen. Diese Auswüchse sind hohl und beherbergen im Innern den Ductus cochlearis des häutigen Labyrinthes, der nach vorn und abwärts gegen die Chorda vordringt und in unmittelbarer Nähe derselben blind im Knorpel endigt. Eine Grenze zwischen dieser Pars cochlearis und der medialen eigentlichen Basalplatte fehlt, obwohl nach Beer und Barrington (1934) die Verknorpelung der beiden Regionen von selbständigen Zentren ausgeht, wobei es allerdings frühzeitig zur Verschmelzung kommt.

Die eigentliche Labyrinthregion, die Pars canicularis, die unabhängig von der Pars cochlearis und der Basalplatte entsteht, befindet sich noch grösstenteils im prochondralen Zustand. Bei *Anas* und *Gallus* scheint die Verknorpelung von der Pars cochlearis her auf ihre Unterseite überzugreifen. Nach GAUPP (1906) soll diese Entwicklung auch bei andern Carinaten vorkommen und eine sekundäre Erscheinung sein. BEER und BARRINGTON (1934) fanden dagegen bei *Anas*, dass zuerst die Ohrkapsel weitgehend verknorpelt und dann erst die vorknorpelige Verbindung mit der Pars cochlearis. Immerhin besteht die Möglichkeit, dass auch bei dem Zustand, den meine Enten- und Hühnerembryonen zeigen, vorher ein selbständiges Knorpelzentrum in der Ohrkapsel aufgetreten, kurz nachher aber mit dem von der Pars cochlearis her vordringenden Knorpel verschmolzen ist. Beim Emu erfolgt die Verknorpelung jedenfalls völlig unabhängig, indem sich im basalen Teile des periotischen Gewebes ein selbständiger Knorpelherd bildet. Zwischen diesem und dem äussersten Knorpel der Pars cochlearis besteht wie bei entsprechenden Reptilienembryonen nur eine prochondrale Gewebebrücke.

Vor der Labyrinthregion verschmälert sich die Pars otica plötzlich. Ihr Ende ragt über die Chordakrümmung hervor und steigt als ein schmales Dorsum sellae hinter dem Infundibulum in den als Mittelhirnpolster bezeichneten Raum zwischen Vorder-, Mittel- und Hinterhirn hinein. Sein vorderer Rand springt auf jeder Seite lateralwärts und aufwärts wie zwei Hörner vor, beim Emu etwas weniger stark als bei der Ente und dem Huhn. Diese Hörner stellen die im Entstehen begriffenen Sphenolateralplatten dar (vergl. Fig. 1 und 2). Zu einer Verschmelzung derselben mit dem lateralen Teil der Ohrkapsel und damit zur Bildung des Foramen prooticum kommt es auf diesem Stadium noch nicht. Trigeminus, Abducens und Facialis ziehen frei zu beiden Seiten des Knorpels der Pars otica zum Gesichtschädel hinunter.

Den eigentlichen prächordalen Abschnitt des knorpeligen neuralen Primordialcraniums bilden zur Hauptsache die Trabekel, deren paarige Anlage nur noch im hintersten Teile zu erkennen ist. Dort umfassen sie nämlich mit ihren caudalen, dünnen Enden in gleicher Art wie bei den Carinaten auch beim Emu die Hypophyse und legen sich unter der bereits erwähnten Winkelbildung (Brükkenbeuge) an die ventrale Fläche der Basalplatte. Dicht vor der

Hypophyse verschmelzen die beiden Schenkel zu einem einzigen, medialen, schmalen, bis zur Schnabelspitze reichenden Balken, der Trabecula communis. Dadurch entsteht eine ungefähr dreieckige Fenestra hypophyseos, durch welche ausser der Rathke'schen Tasche auch die innern Carotiden in die Schädelhöhle steigen und deren hintere, hohe Wand das Dorsum sellae darstellt. Die Trabekelschenkel erhöhen sich gegen ihre mediane Vereinigungsstelle ebenfalls zu einem steilen Rande. Anzeichen für die von Suschkin (1896) festgestellte selbständige Verknorpelung desselben lassen sich auf diesen Stadien nicht mehr erkennen.

Auf der lateralen Seite der ventralen Fläche der beiden Trabekelenden erhebt sich je ein Knorpelfortsatz in ventrocaudaler Richtung, der Processus basitrabecularis. Er ist bei *Dromiceius* und *Gallus* weit besser ausgeprägt als bei *Anas*. Eine Verschmelzung seines distalen Endes mit der Basalplatte ist noch nicht eingetreten. Bei *Dromiceius* schliesst sich unten und seitlich an diesen Fortsatz ein ausserordentlich kräftig entwickelter Processus basipterygoideus an. Er besitzt die Form eines runden, dicken, nicht sehr langen Stabes und zieht nach auswärts und abwärts bis vor die Mündung der Tuba Eustachii. Bei den entsprechenden Stadien von *Anas* und *Gallus* fehlt er noch, obgleich er beim adulten Tier wohl entwickelt ist. Er tritt hier nach Beer und Barrington (1934) erst später auf. Das frühzeitige Erscheinen eines so deutlichen knorpeligen Basipterygoidfortsatzes ist jedenfalls als ein primitives Merkmal zu bewerten, da auch die entsprechenden Embryonen der meisten Reptilien dasselbe Verhalten aufweisen. Bei den erwachsenen Ratiten findet sich dieser Fortsatz in kräftiger Ausbildung. Gadow (1891) erwähnt für den erwachsenen *Dromiceius* als Besonderheit gegenüber allen andern Vögeln, dass er hinter der Tuba Eustachii entspringe. Offenbar muss also im Laufe der Ontogenie eine Verschiebung desselben nach hinten eintreten. Dagegen scheint dieser Fortsatz bei manchen Carinaten in Rückbildung begriffen zu sein. Er legt sich embryonal wohl noch an, verkümmert dann aber im Laufe der Entwicklung und fehlt dem adulten Tiere oder ist nur noch schwach angedeutet.

In der ganzen Länge der Trabecula communis beginnen zwischen den Augenbulbi in der Mediansagittalebene das unpaare Septum interorbitale und an dieses vorne anschliessend in der Ethmoidalregion das Septum nasi zu verknorpeln. Ihre Verknorpelung

schreitet von unten nach oben kontinuierlich fort, ohne irgendwelche Trennung zwischen der Trabekel und dem Septum erkennen zu lassen. Auch deutet nichts darauf hin, dass diese gemeinsame Scheidewand selbständig verknorpeln und erst sekundär mit der Trabecula communis verschmelzen soll, wie nach Gaupp (1906) anzunehmen wäre. Sie wechselt in ihrer Höhe stark. Beim Emu ist sie in der Ethmoidalregion schon ziemlich hoch, dagegen zwischen den Augen erst angedeutet. Bei der Ente reicht sie in der Orbital- und hintern Ethmoidalregion am weitesten hinauf, während sie nach vorne plötzlich abnimmt. Hier ist deshalb der vorderste Abschnitt der Trabecula communis niedrig und als ein ausgesprochener Processus praenasalis bis in die Schnabelspitze hinein verlängert. Der Winkel, den dieser mit der hintern Trabekelhälfte einschliesst, beträgt bei *Anas* und *Dromiceius* ungefähr 135° (Fig. 1 und 2). Seitliche Knorpelauswüchse wie beispielsweise das Planum antorbitale und die Conchae nasales entstehen auf diesem Stadium noch nicht.

Das knorpelige Visceralskelett umfasst den Kieferbogen und Teile des Zungen- und 1. Kiemenbogens. Die beiden paarigen Elemente des Kieferbogens, das Palatoquadratum und der Meckel'sche Knorpel, sind sehr gut entwickelt. Das erstere liegt seitlich von der Vorderwand der vorknorpeligen Gehörkapsel und ist von ihr durch einen grössern Zwischenraum getrennt. Es weist beim Emu in gleicher Weise wie bei den Carinaten einen ventralwärts gerichteten Körper und zwei obere Fortsätze auf. Der laterale, der Processus oticus, stösst nach hinten, oben und auswärts gegen die Ohrkapsel. Der mediale, etwas längere und dünnere, der Processus pterygoideus, springt nach vorne, oben und einwärts vor. Beim Emu endigt er dicht unterhalb der Aussenfläche des gleichseitigen Basipterygoidfortsatzes, ohne sich aber mit diesem zu vereinigen. Am distalen Ende des Körpers des Palatoquadratums differenziert sich ein Gelenkkopf für die Artikulation mit der Pfanne des Meckel'schen Knorpels. Dieser ist beim Emu relativ kürzer als bei der Ente (s. Tabelle). Hinter seiner Gelenkfläche bildet er ebenfalls zwei Fortsätze aus, einen obern innern, den Processus internus, und einen untern äussern, den Processus posterior. Bei *Dromiceius* fallen sie infolge ihrer geringen Grösse nicht stark auf, wohl aber bei den Carinatenembryonen, bei denen besonders der Processus posterior eine ansehnliche

Länge erreicht. W. K. Parker (1866 und 1869) machte bereits dieselbe Entdeckung bei *Struthio* einerseits und *Gallus* andererseits. Die geringe Entwicklung dieser Fortsätze scheint also für diese beiden Ratiten typisch zu sein. In ihrer Gestalt erinnern die Meckel'schen Knorpel an dünne, gebogene Stäbe, die mit ihrem rostralen Ende konvergieren. Doch treffen sie in der Mediansagittalebene noch nicht aufeinander, sodass ein knorpelfreier Zwischenraum bestehen bleibt. Auch beim Emu weist das rostrale Ende der Mandibula eigenartige Krümmungen auf, die nach Lebedinsky (1917) sämtlichen Sauropsiden auf frühen Embryonalstufen zukommen sollen. Die Schlängelungen entsprechen im vorliegenden Falle, soweit dies an Längsschnitten feststellbar ist, am ehesten denjenigen von *Fulica*, die Lebedinsky auf Fig. 18 abgebildet hat.

Vom Hyalbogen lassen sich nur die dorsalen, paarigen, freien Knorpelstücke Hyomandibulare und Stylohyale erkennen. Ersteres legt sich an den Boden der periotischen Gewebekapsel. An sein ventrales Ende schliesst sich das Stylohyale dicht an. Die Verschmelzung dieser beiden zwischen den Endigungen der Tuba Eustachii und des äussern Gehörganges gelegenen Elemente zur Columella auris tritt auf dieser Entwicklungsstufe noch nicht ein. Dagegen findet man bei *Anas* und andeutungsweise auch bei *Dromiceius* die Fussplatte der spätern Columella als eine kleine Knorpelscheibe in einer Lücke (späteres Foramen ovale) des periotischen Gewebes vor. Sie bildet das Endstück des Hyomandibulare und verknorpelt unabhängig von der Ohrkapsel. Die Angabe Suschkin's (1899), wonach bei *Tinnunculus* die Fussplatte aus der bereits verknorpelten Ohrkapsel gewissermassen herausgeschnitten werde und sekundär mit dem Hyalbogen in Verbindung trete, kann ich für *Anas*, *Gallus* und *Dromiceius* nicht bestätigen. Vom Keratohyale, das sich nach Gaupp (1906) weit vorne im Mundhöhlenboden als paarige Knorpelbildung anlegt, erscheint auf diesem Stadium beim Emu wie bei den Carinaten noch keine Spur.

Von den Reptilienembryonen mit ihren zwei meist vorhandenen Branchialbogenpaaren unterscheidet sich *Dromiceius* wie die Carinaten durch den Besitz bloss eines einzigen. Dieser Zungenbeinbogen besteht aus einem langen, dünnen Knorpelstab, dessen hinteres Ende sich seitlich vom Anfangsteil des Oesophagus

befindet. Von da zieht er als ein nach aussen konvexer Bogen medialwärts und nach vorne in den Mundhöhlenboden. Auf der rechten Körperseite kann beim Emu die allerdings undeutliche Trennung in das caudale Epibranchiale und das rostrale Keratobranchiale wahrgenommen werden. Die vordern Enden der beiden ungefähr symmetrischen Stäbe nähern sich einander und legen sich seitlich an die unpaare, ziemlich grosse, knorpelige Copula an. Diese sendet von der Berührungsstelle aus einen dünnern Processus posterior in der Mediansagittalebene nach rückwärts.

Weitere Knorpelelemente gibt es im Bereiche des Kopfes auf diesem Stadium nicht. Was die erwähnten Verknorpelungen anbetrifft, so lässt sich kein grundlegender Unterschied zwischen *Dromiceius* und den wenigen genauer untersuchten Carinatenformen nachweisen. Die Verschiedenheiten sind also bei dieser relativ jungen Embryonalstufe weit geringer als bei den adulten Tieren. Insbesondere gilt im Stadium der Bildung des Chondrocraniums die Unterscheidung der Vögel in Palaeognathae und Neognathae, die Pycraft (1901) bei den adulten Tieren auf Grund der verschiedenen Struktur des knöchernen Kiefer-Gaumen-Apparates (Deckknochen) getroffen hat, in keiner Weise. Deshalb kommt diesem Unterschied wohl kaum die grosse Bedeutung zu, die ihm von Pycraft (1901) beigemessen wurde. Immerhin stellt die Palaeognathie gewiss das primitivere Verhalten dar, aus dem sich die Neognathie entwickelt hat; denn auch für *Archaeopteryx* muss eine palaeognathe Ausbildung angenommen werden.

C. Rumpfskelett.

Das allgemeine Verhalten der Chorda dorsalis ist bereits beschrieben worden. Einzig in ihrem caudalsten Teile, wo sie sich ziemlich stark verjüngt, bietet sie noch einige Besonderheiten dar. Sie erstreckt sich bis zum Ventriculus terminalis des Rückenmarks, unterscheidet sich aber in der Art der Endigung bei den verschiedenen Embryonen. Bei *Dromiceius* (Fig. 3) hat der Ventriculus eine längliche Form und ist so stark ventralwärts eingerollt, dass er mit seinem Ende kranialwärts schaut. Er bildet gewissermassen das von aussen erkennbare Schwanzende, das infolge dieser Krümmung die bekannte abgerundete Gestalt aufweist. Die Chorda, die zuhinterst durch mehrere Einschnürungen in rundliche

Knöpfe gegliedert ist, wird dementsprechend fast rechtwinklig geknickt und verläuft unter dem Ventriculus, sodass die Endigungen

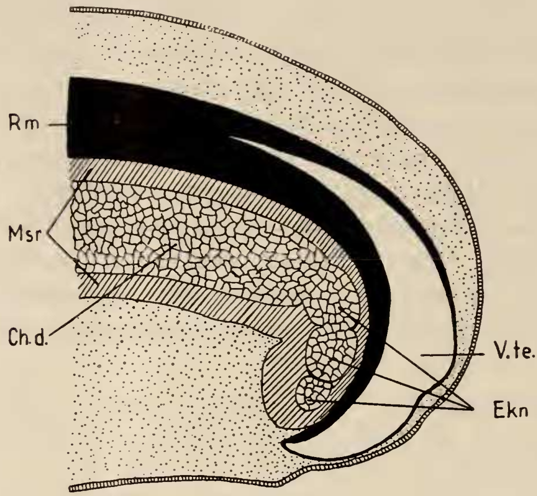


FIG. 3.
Dromiceius, 15-täg. Embryo.
Mediansagittalschnitt durch die Schwanzspitze.
(Schematisierte Kombinationszeichnung aus mehreren Schnitten.) — Vergr. 37×

der Chorda und des Neuralrohres dicht nebeneinander liegen. Die Endblase von *Anas* ist relativ kurz und weit und viel weniger gekrümmt. Die Chorda liegt ihrer Ventralseite an und besitzt ausser einem runden, ebenfalls ventralwärts abgeknickten Endknöpfchen noch ein ganz kleines (Fig. 4). Bei *Gallus* ist die Endblase am kleinsten und nicht gekrümmt. An ihrer Unterseite liegt das dünne Chordaende, dessen Endknöpfchen sehr klein und nur wenig gebogen ist.

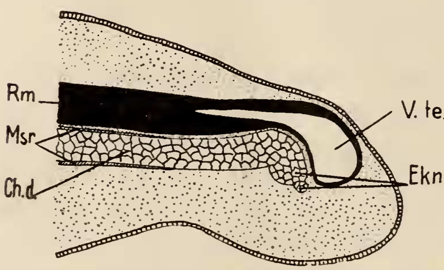


FIG. 4.
Anas, 8 ½-täg. Embryo.
Mediansagittalschnitt durch die Schwanzspitze. (Schematisierte Kombinationszeichnung aus mehreren Schnitten.) — Vergr. 37×

Die Verknorpelung der Wirbel ist recht weit fortgeschritten. Getrennte Knor-

pelzentren können an ihnen im allgemeinen nicht mehr nachgewiesen werden; vor allem sind Wirbelkörper und Neuralbogen bereits miteinander verschmolzen. Einzig in der Caudalregion ist die Verknorpelung gemäss der von vorn nach hinten schreitenden Differenzierung noch im Rückstand. Man kann dort erst den Wirbelkörper erkennen, und noch weiter hinten findet man bei *Dromiceius* und *Anas* überhaupt keine knorpeligen Elemente mehr. Die Chorda liegt hier in einer vorknorpeligen Mesenchymröhre, die beim erstern ziemlich dick und bis zur Chordaknickung deutlich gegliedert, bei letzterer jedoch dünn, unsegmentiert und so kurz ist, dass das hinterste Chordastück völlig frei in gewöhnlichem, unverdichtetem Bindegewebe liegt. Bei *Gallus* hingegen ist die Chorda bis zum Ende von dünnen Knorpelringen umgeben. Die Verschmelzung der hintersten Wirbelkörper zum Pygostyl tritt erst auf einem späteren Embryonalstadium ein. Überhaupt fehlt im Bereich der gesamten Wirbelsäule noch jegliche Verschmelzung aufeinanderfolgender Wirbel.

Die beim erwachsenen Vogel durchgeführte Einteilung in mehrere Wirbelsäulenregionen kann nicht auf so frühe Embryonalstadien übertragen werden. Hier lassen sich nur folgende Regionen eindeutig feststellen: 1. Halswirbel im engern Sinne, d.h. solche ohne freie Rippen; 2. Rippentragende Wirbel des Halses und des Rumpfes; 3. Rippenlose Wirbel des Rumpfes und des Schwanzes. Ferner ist es an Hand der Rekonstruktionsmodelle möglich, auch die eigentlichen Acetabularwirbel ihrer Lage nach mit ziemlicher Sicherheit (eine Verschiebung um einen Wirbel nach vorn oder hinten ist immerhin nicht ausgeschlossen) zu identifizieren, obgleich sie noch nicht mit den Beckenknorpeln vereinigt sind. Darnach lassen sich auch die postcostalen Wirbel in präacetabulare, acetabulare und caudale einteilen. Über die Wirbelzahlen in den einzelnen Regionen erteilt die nachstehende Tabelle Auskunft.

Aus der grossen Wirbelzahl von *Dromiceius*, *Struthio* und der übrigen Ratiten (*Casuarius* 59, *Rhea* 51, *Apteryx* 50) leitet Lowe (1928) eines seiner Hauptargumente ab dafür, dass *Archaeopteryx* als Vorfahre derselben nicht in Betracht komme. Er vergisst hierbei offenbar, dass die Differenz hauptsächlich die nur noch rudimentär in der Schwanzspitze nachweisbaren Wirbel betrifft, ferner, dass auch bei *Archaeopteryx* embryonal in der Schwanzspitze sehr wahrscheinlich mehr Wirbel angelegt worden

Wirbelzahlen in den verschiedenen Regionen der Wirbelsäule.

	Rippenlose Cervicalwirbel	Costalwirbel	Praesacralwirbel	Sacralwirbel (Acetabularwirbel)	Caudalwirbel	Totale Wirbelzahl
Archaeopteryx: (Heilmann, 1926)	11	12	2	4 (2)	21	50
Stresemann, 1927-1934) . .	10-11	11-12	2	4-6 (2)	20-21	max. 52
(Steiner, 1938) .	10-11	11-12	6		21-23	max. 52
Dromiceius, 15-täg. Embryo, ...	17	10	5	2	min. 27	min. 61
			7			
Adult (Gadow, 1891)	17 (18)	(8-) 10	5		16-19	50-54
(Van Oort, 1904)				2-3		
			7-8			
(Lowe, 1928) . .						55
Struthio, adult: (Mivart, 1874) .	17	10	8	3	18	56
			11			
Carinatentypus: (Steiner, 1938) .	14-15	7-8	13-14		13-14	max. 49
Anas: 8 ½-täg. Embryo .	15	9	3	2	18	47
Adult (Adolphi, 1922)	15	9	14		9-12	47-50
Serinus, adult: (Adolphi, 1922) .	13	7	10		10-12	40-42

sind als später im adulten Zustand und in den Abdrücken des Fossils nachgewiesen werden können. Ferner gibt es auch unter den Carinaten Formen mit recht hohen Wirbelzahlen, z.B. *Cygnus* mit 53, während sich ihre nächsten Verwandten, in diesem Falle beispielsweise *Anas*, durchaus normal verhalten. Allerdings muss ja im allgemeinen eine grössere Wirbelzahl eher als ein primitives Merkmal angesehen werden (z.B. mittlere Rumpfregion), nur darf dieses Merkmal nicht eine so variable Wirbelregion wie den Halsabschnitt (auch Schwanzabschnitt) betreffen. Interessant ist gerade in diesem Zusammenhang die Erscheinung, dass bei Ratiten wie

Carinaten gegenüber *Archaeopteryx* eine Vermehrung der Halswirbelzahl stattgefunden hat. Bei den Carinaten, vor allem bei arboricolen Formen, erfolgte diese Zunahme auf Kosten der Brustwirbel, indem die vordersten derselben einfach in die Halsregion aufgenommen wurden, da bei ihnen ganz deutlich die Tendenz der Rumpfverkürzung in Erscheinung tritt. Die Ratiten bilden gewissermassen ein Zwischenstadium, indem wohl eine ganz beträchtliche Halswirbelvermehrung, dagegen erst eine geringe Rumpfverkürzung zustande gekommen ist. Möglicherweise fand für die in den Hals übertretenden Rumpfwirbel stets eine von hinten (Becken- und Schwanzregion) her erfolgende Ergänzung statt. Das Vorhandensein zahlreicher Brustwirbel steht im Zusammenhang mit der relativen Länge des Rumpfes und ist wie die grosse Zahl der postacetabularen Wirbel ein primitives Merkmal.

Die Gestalt der Wirbel erscheint beim embryonalen *Dromiceius* recht einheitlich und unterscheidet sich in nichts von derjenigen der entsprechenden Stadien von *Anas* und *Gallus*. Die beidseitigen Neuralbögen eines Wirbels stossen über dem Rückenmark noch nicht völlig zusammen. Dementsprechend fehlt auch der Processus spinosus. Die beiden vordersten Halswirbel zeichnen sich wie bei den meisten Amnioten auf diesem Stadium durch je ein unpaares, dicht ventral vor ihnen gelegenes, selbständiges Knorpelstück, die Hypochordalspange, aus (Fig. 1 und 2). In dem ventralen, nach vorne gerichteten Fortsatz des 3. Wirbelkörpers ist interessanterweise noch ein weiteres solches Element zu erkennen.

Aus den 10 knorpeligen Rippenpaaren des Emu-Keimlings gehen die von Pycraft (1901) erwähnten 3 cervicalen freien, die 4 sternalen und die 3 poststernalen freien Rippenpaare des adulten Tieres hervor. Adolphi (1922) gibt für die erwachsene Ente 9 oder 10 Rippenpaare an, von denen aber nur 7 komplett sind. Eine Rückbildung der knorpelig präformierten Rippen tritt somit nicht ein. Dagegen sind beim Emu-Keimling wie bei denjenigen der Carinaten vor und hinter diesen Knorpelrippen noch weitere angelegt, die aber offenbar in ihrer Entwicklung auf dem Bindegewebsstadium stehen bleiben und sich später völlig zurückbilden.

Die Verknorpelung der Rippen kann beim Embryo von *Dromiceius* besonders schön verfolgt werden (Fig. 5). Sie verläuft in gleicher Weise wie bei den Keimlingen der Ente und des Huhnes. Die

spätern Sternalrippen sind bereits viel länger als die übrigen, da die Pars ventralis costae, die den andern völlig fehlt, eine ganz beträchtliche Ausdehnung erreicht hat. Die Rippen bilden, was schon Froriep (1883) bei *Gallus* feststellte, nichts anderes als

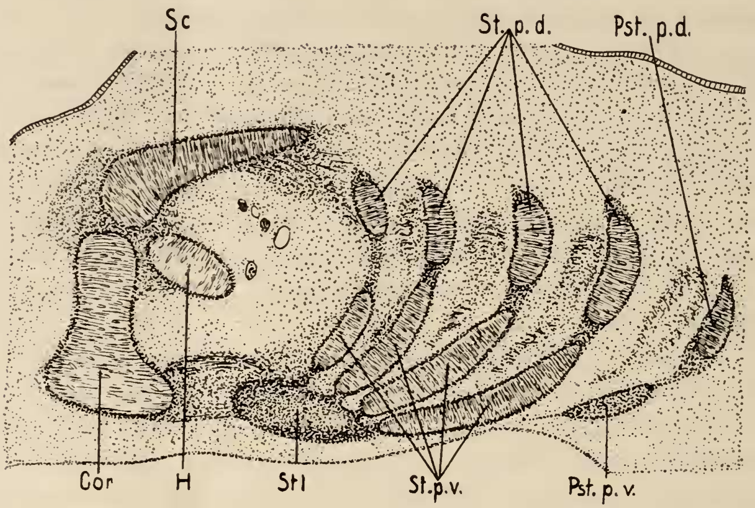


Fig. 5.

Dromiceius, 15-täg. Embryo.

Sagittalschnitt durch die linke Brustregion. (Kombinationszeichnung aus mehreren Schnitten.) — Vergr. 19×

eine dichte, bindegewebige laterale Verlängerung der Hypochordalspangen, die in dieser Körperregion bereits mit den entsprechenden Wirbelkörpern verwachsen sind. Sie verlaufen bogenförmig in dorsoventraler Richtung. Die Sternalrippen schliessen einen stumpfen Winkel zwischen der nach hinten gerichteten Pars dorsalis und der nach vorne ziehenden Pars ventralis ein. Die Verknorpelung geht nun folgendermassen vor sich. In der Pars dorsalis, deutlich getrennt vom zugehörigen Wirbel, tritt ein selbständiger Knorpelstab auf. Eine eventuelle, früher vorhanden gewesene Knorpelverbindung mit dem Wirbel ist ausgeschlossen, da sich das dazwischenliegende Gewebe noch auf dem vorknorpeligen Stadium befindet und eben die Tendenz zur Verknorpelung zeigt. Froriep (1883) konnte sich nicht entscheiden, ob der Rippenknorpel selbständig entstanden oder aus der Wir-

belbasis hervorgewachsen sei. GADOW (1891) beschreibt den Verknorpelungsprozess beim 5-tägigen *Gallus*-Embryo wie folgt:

„Die Rippen erscheinen in der Leibeswand, etwas entfernt von den Wirbeln in der durch die Wirbelmitte gehenden transversalen Ebene.“

KNOPFLI (1918) schreibt dagegen:

„Die Verknorpelung der Rippen, die sehr bald erfolgt (beim Hühnchen und bei der Ente am 8. Tage), geht von den Wirbeln (Textfig. 5) aus und schreitet in ventraler Richtung fort. Es wird deshalb die Einheitlichkeit von Wirbeln und Rippen auch durch die Verknorpelung nicht gestört... Die Abspaltung der Rippen von den Wirbeln vollzieht sich beim Hühnchen im Laufe des 9. und 10. Bebrütungstages; bei der Ente wickeln sich diese Prozesse mit einer Verspätung von ca. 1—2 Tagen im Vergleich zum Hühnchen ab.“

Die erwähnte Textfigur 5 scheint mir allerdings eher ein Beweis für die GADOW'sche und meine Darstellung zu sein, indem nämlich an dem kurzen, prochondralen Rippenstück, das mit dem Wirbel zusammenhängt, nur die distale Partie verknorpelt ist. Eine Abspaltung vom Wirbel kann auf diesem Stadium (*Gallus*-Embryo von erst 171 Stunden) nach KNOPFLI's eigener Darstellung noch nicht erfolgt sein. Auch die neuesten Untersuchungen von PIIPER (1928) beweisen die unabhängige Entstehung des Rippenknorpels, indem bei *Struthio*- und *Larus*-Embryonen die Verknorpelung der tuberkularen und kapitularen Partie der Hals- und Brustrippen ganz unabhängig von den Wirbeln und etwas später als in diesen erfolgt. Desgleichen beschreibt LILLIE (1940) bei *Gallus* die unabhängig von den Wirbeln stattfindende Verknorpelung der Rippen. Anders als bei den Carinaten und Ratiten soll dagegen die Verknorpelung der Rippen bei den Reptilien vor sich gehen, indem sie hier von den Wirbeln aus auf die mit diesen zusammenhängenden prochondralen Rippenanlagen übergreift. SCHAUINSLAND (1906) fasst seine diesbezüglichen Untersuchungen an *Sphenodon* folgendermassen zusammen:

„Auch nach der Verknorpelung ist zunächst der Zusammenhang zwischen Rippen und Wirbel ein vollständiger; eine Trennungslinie im Knorpel ist zwischen diesen beiden Elementen nicht vorhanden. Bald darauf tritt eine solche aber auf. Die Zellen verlieren an der Stelle des späteren Gelenkes ihren Charakter als Knorpelzellen und statt ihrer erscheinen Bindegewebsfasern; hierdurch ist dann die Rippenanlage in einen kurzen, mit dem Wirbelkörper untrennbar verbundenen Quer-

fortsatz und die eigentliche Rippe zerlegt. Diese stellt im Rumpf anfangs einen einheitlichen und fast gleichmässig dicken Knorpelstab, in dem später in ähnlicher Weise wie vorher bei der Scheidung vom Querfortsatz nochmals eine Trennung erfolgt, wodurch die Rippe in einen proximalen und einen kurzen distalen Abschnitt zerlegt wird, welch letzterer anfangs nur wenig, später sehr stark kranialwärts umbiegt und die Leibeshöhle von unten umfasst, ein Vorgang, der sich übrigens bei vielen andern Reptilien in ganz ähnlicher Weise findet."

Eine spätere Trennung der einheitlichen knorpeligen Sternalrippen erwähnt Schauinsland (1906) auch für die Vögel. In gleicher Weise entstehen nach Knopfli (1918) bei seinen Carinatenembryonen die beiden Abschnitte der Rippen aus einem einheitlichen Knorpelstab:

„Anfänglich besteht auch keine Trennung in eine Pars dorsalis und Pars ventralis costae. Auf dieser Stufe bildet die Rippe einen einheitlichen, ununterbrochenen Strang... Eine Trennung in die genannten Abschnitte erfolgt erst im Laufe der Entwicklung. Die ersten Anzeichen der Intercostalgelenke bestehen in einer Zellenansammlung und in einem Zurücktreten der hyalinen Knorpelsubstanz in der Gelenkregion im Vergleich zu den angrenzenden Rippenabschnitten (Textfig. 49). Die ersten Andeutungen der Intercostalgelenke beim Hühnchen beobachtete ich bereits am 8. Tage, deutlich ausgeprägte nahm ich gegen den 11. Tag hin wahr."

Auch Piiper (1928) sagt, dass bei *Struthio* und *Larus* die Verknorpelung der prochondralen Rippenanlage vom vertebralen Ende her distalwärts kontinuierlich fortschreitet.

Mit allen diesen Beschreibungen stimmen nun meine Ergebnisse nicht überein. Dagegen decken sie sich mit der Darstellung Lillie's (1940) bei *Gallus:*

„The cervical ribs chondrify from a single center. The thoracic ribs have two centers of chondrification; a proximal one, corresponding of the vertebral division of the rib, and a distal one corresponding to the sternal division."

Ganz eindeutig kann ich auch beim Embryo von *Dromiceius* und, immerhin etwas weniger deutlich, bei den entsprechenden von *Anas* und *Gallus* sehen, dass in der Pars ventralis der Sternalrippen ein selbständiges Knorpelzentrum liegt. Zur Verschmelzung desselben mit dem Knorpelstab der Pars costalis an der Stelle des spätern Intercostalgelenkes kommt es wenigstens auf diesem Stadium nicht. Eine Gliederung eines ursprünglich einheitlichen

Knorpelstabes erscheint unwahrscheinlich, da diese nach KNOPFLI (1918) ja erst einige Tage später eintreten würde. Dagegen spricht auch die Tatsache, dass der Knorpel der Pars sternalis eben im Entstehen begriffen ist und keinerlei Rückbildungserscheinungen zeigt (Fig. 5). Die Textfigur 49 von KNOPFLI (1918) ist einem spätern Embryonalstadium entnommen, auf welchem sich die beiden Knorpelstücke bis fast zur Vereinigung entgegengewachsen sind und sich schon deutliche prochondrale Processi uncinati vorfinden. Bei meinen Embryonalstadien fehlen diese noch gänzlich.

Mit ihren distalen Enden stehen die Sternalrippen in direktem Zusammenhang mit der bindegewebigen Sternalleiste der gleichen Körperseite. Diese Leisten liegen noch ziemlich weit von der Mediansagittalebene entfernt in der Körperwand. Eine Verschmelzung zum unpaaren Sternum erfolgt somit erst später. Aus diesem Grunde war es mir leider unmöglich, etwas über die Entstehung der so bedeutungsvollen Crista sterni in Erfahrung zu bringen. Nach den meisten Darstellungen wird eine solche bei den Ratiten nicht einmal embryonal angelegt (LINDSAY, 1885, und BROOM, 1906, für *Struthio*, T. J. PARKER, 1891, für *Apteryx*). Die scheinbar äusserlich sichtbare Crista auf der Bauchseite des von MIRANDA-RIBEIRO (1935) beschriebenen und abgebildeten Embryos von *Dromiceius* hat meiner Meinung nach nichts mit der Crista sterni zu tun, sondern dürfte eher ein durch die Konservierung und Schrumpfung entstandenes Kunstprodukt sein. Die Verknorpelung der Sternalbänder erfolgt offenbar unabhängig vom Rippenknorpel, da bei meinem Embryo von *Dromiceius* eine unmittelbar vor der Verknorpelung stehende mediale Gewebepartie im Sternalband mit den prochondralen Rippenendigungen nicht zusammenhängt (Fig. 5). Auch bei *Anas* und *Gallus* liegen entsprechende Verhältnisse vor, sodass die Annahme KNOPFLI's (1918), die Sternalbänder verknorpeln von den Rippenendigungen aus, nicht zutrifft. Es ist allerdings darauf hinzuweisen, dass, wenn die Anlagen der knorpelig vorgebildeten Skelettelemente in ihren frühesten prächondralen Stadien beurteilt werden, meistens die Feststellung gemacht werden kann, dass später mit eigenen selbständigen Zentren verknorpelnde Elemente zusammenhängen und den Eindruck erwecken, als ob sie im Zusammenhang miteinander angelegt würden. Da mir vom Emu nur ein einziger zum Teil bereits im

Knorpelstadium befindlicher Embryo zur Verfügung stand, kann ich die frühesten Anlagen der hier beschriebenen Skelettelemente nicht sicher beurteilen. Meine Angaben beziehen sich dagegen auf die in meinem Objekt tatsächlich zu beobachtenden selbständig auftretenden, eigentlichen Verknorpelungszentren.

Eine vorknorpelige Bildung, die nichts mit dem Skelett der Wirbelsäule zu tun hat, fällt beim Embryo von *Dromiceius* in einer jeden seiner beiden Opercularpapillen auf. Bei den entsprechenden Keimlingen der Ente und des Huhnes, bei welchen sich das Operculum mehr in Form einer Falte erhalten hat, fehlt jede Spur von solchen Gewebsverdichtungen. Hier sind diese Falten gleichmässig von gewöhnlichem Bindegewebe ausgefüllt. Beim Emu liegt im Innern der Opercula ein vom übrigen Gewebe deutlich getrenntes, kleines prochondrales Element (Taf. 3, Fig. 9). Seine Bedeutung und Herkunft kann leider an Hand des einzigen zur Verfügung stehenden Stadiums nicht mit Sicherheit bestimmt werden. Es scheint sich aber, soweit mir bekannt ist, um eine bei keinem andern Vogelkeimling bisher beschriebene Bildung zu handeln. Nach eingehender Prüfung aller Möglichkeiten glaube ich, dass es sich bei diesem Gebilde am ehesten um die rudimentäre Anlage eines Abkömmlings des Kiemenbogenskelettes handeln könnte. In erster Linie kommt dafür der Hyalbogen in Frage, da ja das Operculum selbst ein Auswuchs desselben darstellt. Immerhin wäre es auch durchaus denkbar, dass bei der enormen Längsstreckung des Halses und der damit im Zusammenhang stehenden caudalen Verschiebung des Operculums vom Hyalbogen weg Skelettelemente der hintern Kiemenbogen in dasselbe aufgenommen worden wären. Dagegen ist gerade bei den Vögeln der Hyalbogen, was Beer und Barrington (1934) besonders hervorheben, sehr schwach entwickelt. Es könnte sich deshalb ein Teil desselben tatsächlich in das Operculum hinein verlagert haben und mit diesem aus der Kopfregion nach hinten gewandert sein. Für diese Annahme spricht der Umstand, dass sich beim Emu-Keimling von jeder Opercularpapille aus ein Strang von verdichtetem Bindegewebe nach vorn bis in diejenige Gegend des Hyalbogens, in der die Skelettelemente fehlen, erstreckt und so noch den ursprünglichen Zusammenhang anzudeuten scheint (Taf. 3, Fig. 9). Bei der Ente und dem Hühnchen sind diese paarigen Stränge ebenfalls vorhanden, allerdings in weit schwächerer

Ausbildung und ohne an dem hier fehlenden praechondralen Rudiment zu endigen. *Dromiceius* würde sich, sollte diese Deutung des Vorhandenseins eines rudimentären Opercularskelettes zutreffen, auch in diesem Merkmal primitiver verhalten als die Carinaten. Recht interessant wäre in dieser Beziehung eine nochmalige Überprüfung von Reptilienembryonen mit Bezug auf das eventuelle Vorkommen eines rudimentären Opercularskelettes.

D. Extremitätenskelett.

Die verschieden mächtige Grössenentwicklung der vordern und hintern Extremität beim jüngern Emu-Keimling wurde schon im vorhergehenden Kapitel erwähnt. Doch auch ganz allgemein in seiner histologischen Differenzierung, vor allem in der Knorpelbildung, ist der Flügel, worauf Sieglbauer (1911) bereits hingewiesen hat, sowohl bei den Carinaten als auch bei den Ratiten im Rückstand gegenüber dem Bein.

1. Flügelskelett.

Der Schultergürtel setzt sich auf diesem Stadium erst aus Coracoid und Scapula zusammen, während von der Clavicula noch jede Spur zu fehlen scheint. Ihre Anlage muss somit auf einem spätern Stadium auftreten; denn *Dromiceius* besitzt im adulten Zustande auch eine, allerdings stark rudimentäre Clavicula. Bei den Carinaten wird die Clavicula, die nie Spuren einer Knorpelbildung aufweist, sondern direkt verknöchert (vergl. Lillie, 1940), ebenfalls erst später als wirklich deutlicher Gewebestrang erkennbar. Coracoid und Scapula, die zwar aus einer gemeinsamen Mesenchymverdichtung hervorgehen, verknorpeln beim Emu völlig unabhängig voneinander und vom Humerus (Fig. 5). Auch *Anas* und *Gallus* zeigen in den vorliegenden Präparaten die gleiche Verknorpelungsweise, die ja schon Homes (1924) bei denselben Vertretern eindeutig nachgewiesen und Lillie (1940) beim Hühnchen bestätigt hat. Die Angaben, dass die Verknorpelung von Coracoid, Scapula und Humerus von einem gemeinsamen Zentrum ausgehe (Kulczycki, 1901; Knopfli, 1918, etc.), sind nicht recht verständlich, da wenigstens an meinen Präparaten, auch solchen von noch jüngern Carinatenstadien, an denen eben die ersten Knorpelherde auftreten, überkaupt kein Zweifel an ihrer

getrennten Anlage möglich ist. Für einen 10-tägigen Embryo von *Struthio* gibt BROOM (1906) an, Coracoid und Scapula bildeten einen einheitlichen Knorpelstab, weshalb er die gesonderte Verknorpelung dieser Teile ablehnt. Vermutlich handelte es sich bei einem so jungen Ratitenstadium aber erst um die einheitlich erscheinende, prächondrale Gewebeverdichtung. LINDSAY (1885) hatte ja bei angeblich jüngern Stadien desselben Vogels die getrennte Anlage und die kurz darauf erfolgende Vereinigung von Coracoid und Scapula beschrieben. Somit verhalten sich also auch die bisher beschriebenen Ratiten gleich wie die Carinaten. Die im adulten Zustande einheitliche Coracoscapula ist auch bei ihnen aus zwei selbständigen Elementen hervorgegangen und stellt somit auf keinen Fall ein primitives, reptilienartiges Merkmal dar, wie LOWE (1928) annimmt. Das Coracoid erscheint beim Emu-Keimling als ein kurzer, dicker Knorpelstab, dessen distales, verbreitertes Ende noch nicht mit der Sternalleiste in Verbindung steht. Gegenüber dem adulten Zustand bleibt die Länge etwa gleich, während bei *Anas* eine Streckung auf mehr als das Doppelte erfolgt (s. nachstehende Tabelle). Die relative Kürze des Coracoids ist nach FUERBRINGER (1888) für die Ratiten ein typisches Merkmal und darf, da sich auch die Reptilien durch kurze, dicke Coracoide auszeichnen, vielleicht als primitiv gelten.

Schultergürtel: Relative Längen (in Dorsalwirbeleinheiten).

	Coracoid	Scapula	Humerus	Ulna
Dromiceius,				
15-tägiger Embryo	1,6	2,2	2,9	1,5
adult (FUERBRINGER, 1888)	1,5	4,5	2,6	—
Anas,				
8½-tägiger Embryo . . .	2,5	4,75	4,8	4,4
adult (FUERBRINGER, 1888)	5,3	7,1	8,6	—

Weder ein Processus procoracoideus noch sonst irgend welche Fortsätze sind am Coracoid auf diesem Embryonalstadium vorhanden. Solche fehlen auch der Scapula, die im Vergleich zur langen, säbelförmigen Gestalt bei Carinaten beim Emu schwach gekrümmt und nur kurz ist (vergl. Tabelle und Fig. 5), was nach NAUCK (1930*a*) ebenfalls für sämtliche adulten Ratiten charakteristisch sein soll. Der Coracoscapularwinkel, der auf diesen

frühen Embryonalstadien allerdings nicht eindeutig bestimmt werden kann (ich betrachte nur den Winkel, den die beiden Knorpel mit ihren zusammenstossenden Enden einschliessen), beträgt bei *Dromiceius* ca. 120°, bei *Anas* ca. 105° und bei *Gallus* ca. 95°. Bei *Dromiceius* ist er somit kleiner als im adulten Zustande (nach Fuerbringer, 1888, 135°). Die Carinaten zeigen gerade das umgekehrte Verhältnis (*Anas* adult 63°, *Gallus* adult 62°). Wie Nauck (1930*b*) dargelegt hat, erfolgt bei den Ratiten von der Embryonalzeit an bis zum erwachsenen Zustand eine stetige Vergrösserung des Winkels. Die Carinaten machen dieselbe bis zum Schlüpfen ebenfalls durch (*Gallus* bis 138°). Dann aber nimmt der Coracoscapularwinkel wieder ziemlich rasch ab. Offenbar hängt diese Abnahme mit der nun eintretenden Flugfähigkeit zusammen und ist somit rein funktionell bedingt, weshalb sie bei den Ratiten ausbleibt. Nach meinem Erachten spricht diese Eigentümlichkeit der straussartigen Vögel in keiner Weise gegen ihre Ableitung von flugfähigen Vorfahren, da doch beide, Ratiten und Carinaten, bis zum Ausschlüpfen dasselbe Verhalten aufweisen. Nach Nauck (1930*b*) wäre allerdings nach diesem Merkmal eine ausserordentlich frühe phylogenetische Divergenz der Carinaten und Ratiten anzunehmen.

Die relative Länge des Humerus hat beim Embryo von *Dromiceius* bereits den Wert erreicht, den der adulte Vogel aufweist, ein Hinweis mehr darauf, dass die Weiterentwicklung der Vorderextremität frühzeitig gestoppt wird. Die Humeruslänge bleibt deshalb im Vergleich zum entsprechenden Entenkeimling gering. Bei diesem verdoppelt sie sich beinahe bis zum ausgewachsenen Zustande (vergl. Tabelle). Das proximale Ende des Humerus liegt seitlich von der spätern Vereinigungsstelle von Coracoid und Scapula. Wie schon erwähnt, verknorpelt er sowohl beim Emu wie bei den untersuchten Carinaten völlig unabhängig vom primären Schultergürtel. Seine Verknorpelung eilt gegenüber den Elementen desselben voraus, worauf schon Knopfli (1918) hingewiesen hat. Er weist die Form eines geraden, ziemlich dicken Knorpelstabes auf, an dem noch keine weitern Differenzierungen wahrnehmbar sind.

Ulna und Radius erscheinen beim Emu-Keimling als zwei unter einem Winkel von 19° divergierende, ungefähr gleich lange und gleich dünne Stäbe, deren Verknorpelung ebenfalls ganz unabhängig

erfolgt ist. Der erwachsene Emu zeigt im relativen Grössenverhältnis der beiden Knochen dasselbe Verhalten wie schon sein 15-tägiger Embryo. Bei den Keimlingen von *Anas* und *Gallus* sind diese beiden Skelettelemente einander parallel und beträchtlich länger. Zudem übertrifft hier die Elle die Speiche an Mächtigkeit. Sie ist etwas länger als diese und fast doppelt so dick, ein Zustand, der nach Stresemann (1927-1934) für die erwachsenen Carinaten typisch ist und davon herrührt, dass die Elle den Armschwingen als Stütze dient.

Bei der Beschreibung der Skelettanlagen der Hand halte ich mich im allgemeinen an die Bezeichnungen, die Steiner (1922) verwendet und die auch Stresemann (1927-1934) übernommen hat. Gegenüber den entsprechenden Carinatenstadien (*Gallus*, *Anas*, *Anser*) ist die Entwicklung beim 15-tägigen Emu-Keimling noch ziemlich im Rückstand, was offenbar mit der auffälligen, schon so frühzeitig erkennbaren Reduktion der gesamten Flügelanlage des letzteren im Zusammenhang steht. So hat noch kein einziges Skelettelement der ganzen Hand von *Dromiceius* das Knorpelstadium erreicht. Von allergrösster Bedeutung erweist sich dagegen die Tatsache, dass bei ihm dieselben Elemente, und zwar in der gleichen, charakteristischen Lage wie im Carinatenflügel auftreten. Ihre Anordnung lässt insbesondere eine deutliche ulnare Abduktion erkennen, die bei den Vögeln unzweifelhaft eine Folge der Erwerbung der Flugfähigkeit darstellt. Diese Übereinstimmung zwischen einem Ratiten und den Carinaten in der Lage der Skelettelemente der Hand beweist eindrücklichst, dass die Flugunfähigkeit von *Dromiceius* eine sekundäre Erscheinung und die kümmerliche Entwicklung der Flügel ein Merkmal fortschreitender Reduktion ist, worauf Duerden (1920) bei *Struthio* ebenfalls schon hingewiesen hat.

Im Einzelnen lässt sich feststellen, dass das untere Ende des Radius sich beim 15-tägigen Emu-Embryo auf seiner Aussenseite in eine spitz zulaufende Gewebeverdichtung fortsetzt (Fig. 6). Es handelt sich um die gemeinsame Anlage von Praepollex und Radiale. In der Verlängerung der Speiche liegt ein grosses, freies, rundliches, prochondrales Element, das von den frühern Untersuchern (z.B. Rosenberg, 1873; W. K. Parker, 1889; Zehntner, 1890; Norsa, 1895; Broom, 1906; Sieglbauer, 1911; Prein, 1914; Steiner, 1922) im Sinne Gegenbaur's (1864) als Radiale

bezeichnet wurde. Da nun aber nach der neuern Auffassung von Steiner (1934, vergl. Fig. 7) das Radiale in der Anlage zum Praepollex steckt, kann es sich um nichts anderes als um ein Centrale, und zwar um das Centrale radiale distale handeln. An seiner Innenseite liegen eine kleinere, selbständige, ebenfalls vorknorpelige Bildung, das Centrale radiale proximale, und zwischen diesem und dem distalen Ende der Ulna als eine rudimentäre, rundliche Gewebeverdichtung das Intermedium. Vor diesem befindet sich eine weitere, ziemlich grosse, etwas schräg gestellte, einheitliche, recht scharf abgegrenzte Gewebeverdichtung, die als die gemeinsame Anlage des Centrale ulnare proximale und des Centrale ulnare distale aufgefasst werden muss. In der Verlängerung der Ulna, jedoch schon deutlich nach hinten abduziert, namentlich im Lageverhältnis zum Carpale 4, erkennt man das rundliche, gut differenzierte, prochondrale Ulnare. An die laterale Seite des untern Endes der Elle setzt eine nach vorne und auswärts gerichtete, palmarwärts verlagerte, dichte Gewebesäule an. Steiner hielt sie 1922 für den stark abduzierten Metacarpus V, nimmt jedoch 1934 an, dass in ihr neben diesem Bestandteil noch das Carpale 5 und vor allem das Pisiforme enthalten seien. Von den Carpalia legen

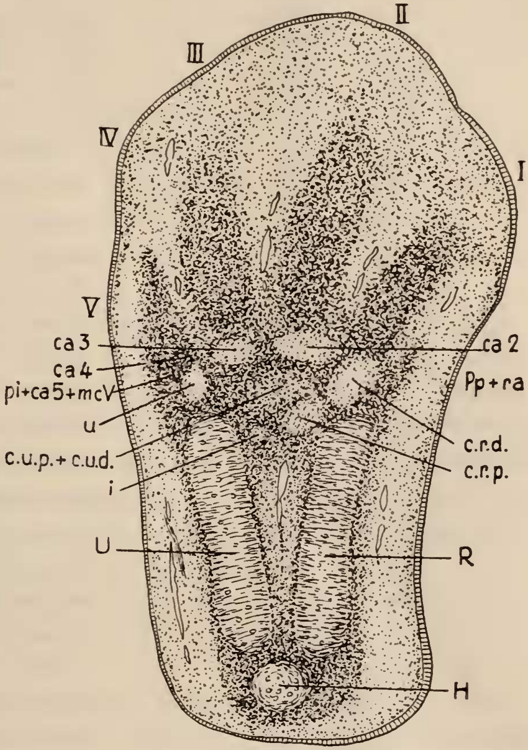


Fig. 6.
Dromiceius, 15-täg. Embryo.
Skelettanlage des linken Flügels.
(Kombinationszeichnung aus mehreren Sagittalschnitten.) — Vergr. 37×

sich als selbständige Elemente nur das 2., 3. und 4. an. Das 1. ist wahrscheinlich als sehr kümmerliches Element von Anfang an mit dem Metacarpus I verschmolzen. Die Carpalia 2 und 3 erscheinen als ziemlich grosse, prochondrale Gewebekerne an der Basis der dazugehörigen Metacarpalia. Carpale 4 ist infolge der ulnaren Abduktion nur andeutungsweise als Rudiment in der Basis der Gewebeverdichtung des IV. Fingerstrahles erkennbar. Die Metacarpalia I-III fallen durch ihre kräftige Ausbildung auf. Es sind dicke, vorknorpelige Gewebestränge, deren distales Ende in eine verbreiterte Wachstumszone ausläuft. Metacarpale I liegt in der bogenförmigen Verlängerung des Radius. Metacarpale II zeigt diese radialwärts gerichtete, eigentümliche Krümmung ebenfalls sehr deutlich, während Metacarpale III gerade gestreckt ist. Metacarpale IV erweist sich als ein bedeutend kürzerer und dünnerer prochondraler Strang, der sich in eine Spitze verjüngt und gegenüber der Ulna deutlich nach hinten abduziert ist. Von den Phalangen ist noch nirgends eine Spur zu entdecken.

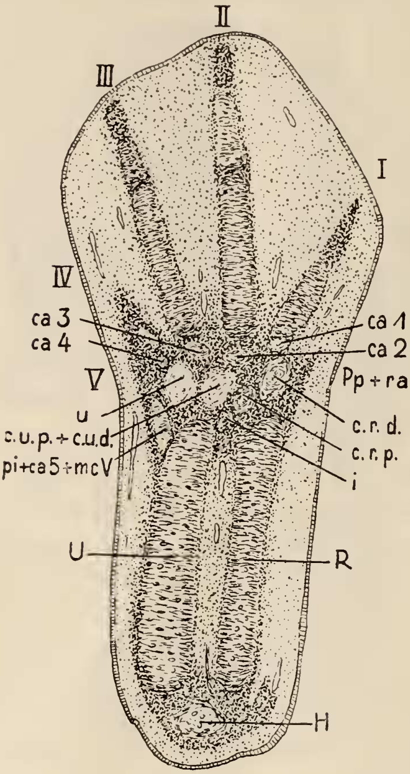


Fig. 7.
Anas, 8 ½-täg. Embryo.
Skelettanlage des linken Flügels.
(Kombinationszeichnung aus mehreren Sagittalschnitten.) — Vergr. 21 ×

Demgegenüber zeigt ein entsprechendes Carinatenstadium, z.B. ein 8½-tägiger Embryo von *Anas* (Fig. 7), eine bedeutend weiter fortgeschrittene Entwicklung des Handskelettes: So treten hier, nur um die beiden auffälligsten Unterschiede in dieser Hinsicht zu nennen, Knorpelgewebe und Phalangen auf. Radiale und Praepollex entsprechen der betreffenden Bildung bei *Dromiceius*. Die beiden Centralia radialia und das Intermedium sind dagegen verknorpelt,

doch noch als selbständige Bildungen wahrzunehmen. Die Centralia ulnaria heben sich als besonders helles Knorpelzentrum deutlich hervor und lassen gerade durch diese Differenzierung (vergl. Steiner, 1922) ihre spätere völlige Reduktion zum voraus erkennen. Für das grosse Ulnare gilt dasselbe. In der einheitlichen, wie beim Emu palmarwärts von der Ulna gelegenen Gewebeverdichtung, die das Pisiforme, das Carpale 5 und das Metacarpale V umfasst, tritt bei *Anas* am Grunde ein längliches, spitzes Knorpelelement auf, das sich später offensichtlich zum ulnaren Carpalknochen des Handskelettes des adulten Vogels entwickelt. Nach Steiner (1922) muss diese starke Ausbildung als eine sekundäre, progressive Entwicklung betrachtet werden. Die Carpalia treten gerade ins Knorpelstadium ein. Das 1. ist von seinem Metacarpale kaum abgegliedert und höchstens andeutungsweise erkennbar, das 2. und 3. sind ebenfalls relativ klein, jedoch selbständig. Das 4. tritt als ganz kleine, undeutliche Gewebeverdichtung distal vom äussern Rand des Ulnare auf. Das Metacarpale IV weist gleichfalls nur eine ganz geringe Grösse auf, was gleicherweise wie seine hier sehr stark ausgeprägte postaxiale Lage durch die ulnare Abduktion bewirkt wurde. Als kräftigstes und längstes Metacarpale erscheint das II., es folgt das III. und dann das I. Alle drei sind verknorpelt. Dem I. sitzt eine vorknorpelige Phalange auf, das II. und III. besitzen deren 2, von denen nur die distalen noch vorknorpelig sind.

Glücklicherweise konnte das Flügelskelett des ältern Emu-Keimlings ebenfalls noch untersucht werden (Fig. 8). Seine Entwicklung hat sich dem adulten Zustand ganz beträchtlich genähert. Der spitze Winkel von 64° zwischen Humerus und Radius erinnert an den stark angezogenen und zusammengeklappten Flügel der Carinaten. Elle und Speiche haben sich beträchtlich gestreckt und laufen nun parallel, doch bleibt die Ulna in ihrer Dickenentwicklung beträchtlich hinter dem Radius zurück. Einzig das distale Ende der ersteren krümmt sich in auffälliger Weise nach auswärts gegen den hintern Flügelrand, wodurch auch hier die ulnare Abduktion eindeutig zum Ausdruck kommt. Sie prägt sich ferner in der allgemeinen Richtung der Skelettelemente der Hand aus, die gegenüber der gemeinsamen Längsachse von Ulna und Radius nach hinten abgewinkelt sind. Bei den Carinaten tritt allerdings diese Erscheinung in noch viel stärkerem Masse auf und bildet ein

charakteristisches Merkmal. Die Verknorpelung hat nun auch beim Emu auf das Handskelett übergegriffen, doch machen sich im Bereiche des Carpus auffällige Reduktionserscheinungen bemerkbar. Immerhin können noch mehrere, zum Teil eben verknorpelnde Elemente nachgewiesen werden. Der Befund von W. K. PARKER (1888), den Embryonen von *Dromiceius* fehlten selbst Spuren von Carpalelementen, trifft somit erst für noch ältere Stadien zu. Beim vorliegenden Exemplar kann selbst die gemeinsame Praepollex-Radiale-Anlage ohne Schwierigkeit wahrgenommen werden. Die Centralia radialia sind zwar zu einem einzigen prochondralen Band mit einem dickern äussern Ende verschmolzen; doch lassen sich das distale und das proximale Element als verdichtete Gewebekerne noch immer deutlich unterscheiden. Vom Intermedium hat sich bloss noch ein schwacher Schatten auf der Innenseite der Ulna erhalten. Eine kleine Aufhellung am distalen Ende derselben stellt wohl den letzten Rest des verschwindenden Ulnare dar, während sich der Gewebestrang, der aus dem Pisiforme und den Elementen des V. Fingers hervorgegangen ist, in gleich starker Ausbildung wie früher erhalten hat. Auch der IV. Fingerstrahl ist noch deutlich und ziemlich gross. Eine vorknorpelige Bildung in ihm dürfte am ehesten dem Metacarpale IV entsprechen, während das Carpale 4, das ja früher

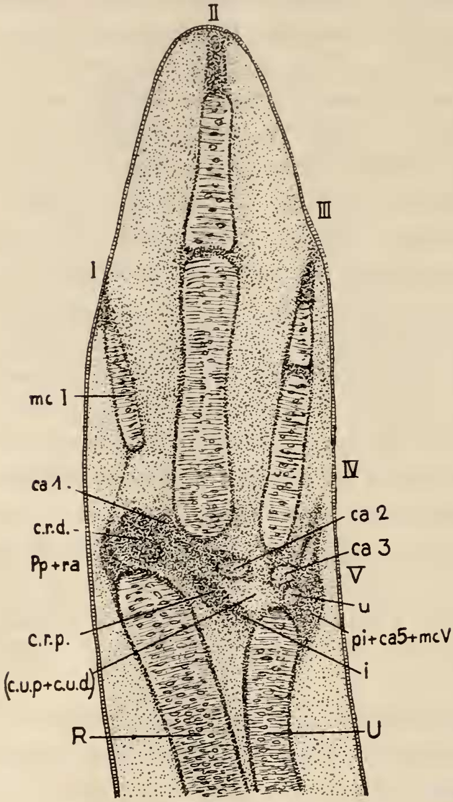


FIG. 8.
Dromiceius, ca. 20-täg. Embryo.
Skelettanlage des rechten Flügels.
(Kombinationszeichnung aus mehreren Sagittalschnitten.) — Vergr. 25×

schon sehr klein war, wohl völlig verschwunden ist. Charakteristisch für diesen Strang und für denjenigen des V. Fingerstrahles ist ihre Lage. Sie bilden die gegen den Hinterrand des Flügels gerichtete bogenförmige Fortsetzung der Elle und demonstrieren so aufs schönste die einmal vorhanden gewesene ulnare Abduktion. Carpale 3 erscheint als eine eher kleine, rundliche, eben verknorpelnde Bildung. Ein schmales, ziemlich dichtes Gewebeband an der Basis des Metacarpale II dürfte zur Hauptsache aus dem Carpale 2 hervorgegangen sein. Man sieht in ihm in der Nähe des innern Endes noch einen deutlichen, verknorpelnden Gewebekern. Auf der Aussenseite endet es in einer kleinen, sehr dichten Verbreiterung, die vielleicht als Carpale 1 anzusprechen ist. Die Centralia ulnaria sind offenbar vollständig reduziert worden, denn man findet an ihrer ursprünglichen Stelle nur noch einen grossen, hellen Hof aus lockerem embryonalem Bindegewebe. Das dünne, längliche Metacarpale I, das eben verknorpelt, ist weit vom Carpus durch eine ziemlich breite Lücke getrennt. Ein entsprechendes Verhalten kann im Fuss für das Metatarsale I nachgewiesen werden, das somit in beiden Fällen typisch ist für die sekundär eintretende Reduktion des randständig gelegenen I. Finger-, resp. Zehenstrahles. Ausserordentlich kräftig hat sich das Metacarpale II entwickelt. Es ist lang, dick und stark verknorpelt. Es bleibt als einziges Metacarpale auch im adulten Zustand bestehen, während sich vom Metacarpale III, das auf diesem Stadium ebenfalls noch gut entwickelt und sogar knorpelig ist, nur ein kleiner Auswuchs an der Basis des II. erhält. Diese beiden Mittelhandknorpel tragen je 2 Phalangen, von denen die proximalen allein verknorpelt sind. Sie bleiben nach W. K. Parker (1888) am II. Finger dauernd erhalten.

Die Carinatenstadien, die dem ältern Emu-Keimling entsprechen, zeigen wohl im Hinblick auf die spätere Funktionsfähigkeit ihrer Flügel eine weniger weit fortgeschrittene Reduktion der Anlagen ihres Handskelettes. So reicht vor allem der kräftige Mittelhandknorpel I bis zum Carpus hinab. Im übrigen verweise ich auf Figur. 6 bei Steiner (1922), die eine nur wenig jüngere Entwicklungsstufe festhält, und auf seine neuere Deutungsweise, 1934, Fig. 7.

2. Beinskelett.

Der Beckengürtel ist beim jüngern Embryo von *Dromiceius* sowie bei den entsprechenden Stadien von *Anas* und *Gallus* noch in

keinerlei Verbindung mit den Sacralwirbeln getreten. Offenbar geht er zusammen mit dem Femur aus einer einheitlichen, mehr oder weniger homogenen Gewebeverdichtung hervor. Die Verknorpelung seiner Elemente und des Femurs erfolgt jedoch im Gegensatz zur GADOW'schen Beschreibung (1891) nicht von einem gemeinsamen Zentrum aus, sondern völlig unabhängig voneinander. Meine diesbezüglichen Befunde decken sich völlig mit denjenigen von LEBEDINSKY (1913). Wie bei den Carinaten besitzen auch beim Emu Ilium, Ischium und Pubis selbständige Knorpelzentren. Die Verwachsung dieser Elemente untereinander scheint in dieser Reihenfolge stattzufinden: Zuerst vereinigt sich das Ischium an seinem proximalen Ende mit dem Ilium, dann das Pubis mit dem Ilium und schliesslich verwachsen die proximalen Enden von Pubis und Ischium miteinander.

Das Ilium zeigt bei *Dromiceius* eine weit mächtigere Entfaltung als bei den entsprechenden Stadien von *Anas* und *Gallus*. Diese Eigentümlichkeit bleibt auch im adulten Zustande bestehen, was FUERBRINGER (1888) mit der erhöhten Anforderung an die Leistungsfähigkeit des Beckens bei den Ratiten in Zusammenhang bringt. Es bildet eine sagittal gestellte, vorne und hinten abgerundete, halbmondförmig gebogene Platte, deren präacetabularer Teil wie beim adulten Tier etwa gleich lang ist wie der postacetabulare. Ihre Gesamtlänge in Dorsalwirbeleinheiten beträgt 5,5, ihre grösste Höhe 2,5. Die Krümmung entspricht derjenigen der benachbarten Region der Wirbelsäule. Bei *Anas* ist die allgemeine Form recht ähnlich; die entsprechenden Masse sind aber viel kleiner, nämlich 2,8 und 1,0. Bei den Keimlingen des Emu und der untersuchten Carinaten zieht das Pubis als ein ziemlich langer, dünner und nach vorne leicht konvexer Knorpelstab ungefähr senkrecht zur Längsachse des Iliums ventralwärts. Es ist bei *Dromiceius* kräftiger entwickelt. Beinahe parallel zu ihm verläuft das gleich lange und gleich dicke Ischium, dessen Krümmung aber nach hinten konvex ist. Die distalen Enden der beiden Knorpelspangen, die in derselben Sagittalebene liegen, nähern sich einander. Bekanntlich drehen sie sich dann im Laufe der weitern Embryonalentwicklung um das dorsal von ihren proximalen Enden gelegene Acetabulum wie um einen Angelpunkt nach hinten. Bei den Carinaten erreichen sie eine zum Ilium parallele Lage. Bei den adulten Ratiten dagegen bleibt noch ein spitzer Winkel zwischen der

Längsachse des Iliums und derjenigen von Pubis und Ischium bestehen, was seinerzeit MEHNERT (1888) als ein primitives Merkmal bewertet hat. Bei *Archaeopteryx* ist er mit 45° am grössten. Der Processus pectinealis ist besonders gut bei *Dromiceius* zu erkennen. Wie bei den Carinaten-Embryonen stellt er auch hier einen kleineren, nach vorne gerichteten, spitz zulaufenden Knorpelfortsatz des ventralen, präacetabularen Teils des Iliums dar. Mit MEHNERT (1888) und LEBEDINSKY (1914) halte ich ihn für eine sekundäre, nur dem Vogelbecken zukommende Bildung. Offenbar hat er sich als Ansatzstelle kräftiger Lauf- und Springmuskeln am Ilium zu einem besondern Fortsatz entwickelt. Die Ansicht von BOAS (1930), dass er dem gut ausgebildeten Praepubis der Ornithischia homolog sei, erscheint durch seine frühzeitige knorpelige Entstehung vom Ilium aus widerlegt zu sein. Wäre er ein ursprüngliches Praepubis, so müsste er doch wenigstens auf diesen frühen Embryonalstadien als eine Fortsatzbildung des Pubis auftreten.

Das Femur ist sowohl beim Keimling von *Dromiceius* mit ca. 5, als auch bei demjenigen von *Anas* mit ca. 5,5 Dorsalwirbellängen ein ziemlich langer, gerader, im Querschnitt etwas ovaler Knorpelstab. An seiner dünnsten Stelle misst er immer noch mehr als eine Dorsalwirbellänge und erweist sich damit als kräftigstes Knorpelskelettelement der freien Gliedmassen. Sein proximales Ende liegt am Acetabulum und ist nur wenig verdickt. Er verläuft in ungefähr ventraler Richtung unter einem halben rechten Winkel schräg nach vorn und aussen und verdickt sich an seinem distalen Ende zu einem ansehnlichen Gelenkkopf, an dem man deutlich auf der tibialen und der fibularen Seite je einen Condylus erkennen kann. Die Verknorpelung erfolgt unabhängig von der des Beckengürtels und schreitet ihr voran.

Von der Patella können auf dieser Entwicklungsstufe erwartungsgemäss noch keinerlei Anzeichen bemerkt werden.

Ebenfalls unabhängig geht die schon recht weit fortgeschrittene Verknorpelung der Tibia und der Fibula vor sich. Diese beiden Skeletteile verlaufen fast parallel und sind ungefähr gleich lang, bei *Dromiceius* ca. 5,7, bei *Anas* ca. 6 Dorsalwirbeleinheiten. HEILMANN (1926) macht auf diese Tatsache bei den Vogelembryonen aufmerksam, denn *Archaeopteryx* zeigte schon das gleiche Verhalten. Beim adulten rezenten Vogel ist hingegen die Fibula wenigstens teilweise mit der Tibia verschmolzen und kürzer als

diese. Dagegen wird embryonal die Tibia viel kräftiger, beim Emu etwa 2 mal, bei der Ente und beim Huhn ca. 1 ½ mal so dick als die noch völlig freie Fibula angelegt. Ferner zeigt sie schon einen deutlichen proximalen und einen schwächern distalen Gelenkkopf. Auch ist ihr unteres Ende leicht gegen die Fibula hin abgebogen. Diese verjüngt sich gleichmässig von oben nach unten und besitzt keinen eigentlichen Gelenkkopf.

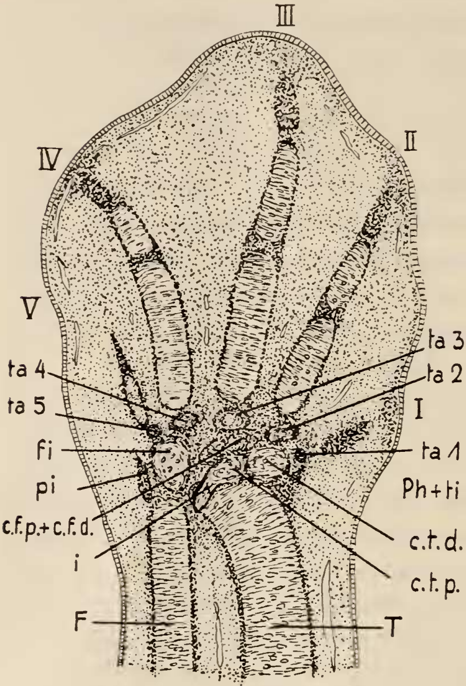


Fig. 9.
Dromiceius, 15-täg. Embryo.
Skelettanlage des linken Fusses. (Kombinationszeichnung aus mehreren Sagittalschnitten.) — Vergr. 21 ×

Die Anlage des Fussskelettes zeigt beim 15-tägigen Emu-Keimling noch ein recht ursprüngliches Verhalten. In der Zahl und Anordnung der Elemente lässt sich derselbe Grundplan wie beim Flügel erkennen; nur tritt hier selbstverständlich die ulnare Abduktion nicht in Erscheinung. Die Reduktion von Zehenstrahlen schreitet dagegen von beiden Seiten gegen die Mitte des Fusses zu (Fig. 9). Es lassen sich nun in der embryonalen Fusskelettanlage der Vögel eine grössere Anzahl selbständiger Elemente nachweisen als dies früheren Untersuchern derselben gelungen ist (vergl. z.B. Gegenbaur, 1864; Morse, 1874; Baur, 1883; Gadow, 1891; T. J. Parker, 1891; Broom, 1906 und Sieglbauer, 1911). Eindeutig können beim Emu die Zehenstrahlen I-V wahrgenommen werden (Fig. 9). Ausserdem zieht vom untern lateralen Ende der Tibia eine kleine, einheitliche, sich zuspitzende Gewebeverdichtung schräg nach aussen. Sie repräsentiert den in Rückbildung begriffenen Praehallux und enthält wahrscheinlich im proximalen Abschnitt die Reste

des eigentlichen Tibiale (vergl. bezüglich der Bezeichnungen die von Steiner, 1934, in Fig. 6 für die embryonale Fusskelettanlage eines Crocodiliers gegebene Terminologie). Desgleichen sieht man distal und lateral der Fibulaendigung eine längsverlaufende, schmale Gewebeverdichtung, die als Pisiforme (Postminimus) und somit als Überrest eines VI. Zehenstrahles zu deuten ist. In der direkten Verlängerung der Fibula liegt das unabhängig verknorpelte, grosse und rundliche Fibulare. Direkt distal vom Tibiaende befindet sich ein weiteres grosses und selbständiges Knorpelelement, das von den bisherigen Untersuchern immer für das echte Tibiale gehalten wurde (Tritibiale Sieglbauer's, 1911). Es steht quer zur Längsachse des Fusses und ist distalwärts leicht konvex gebogen und etwa dreimal breiter als lang. An ihm lassen sich im mikroskopischen Bild zwei Teile erkennen, die wie durch einen Schatten voneinander getrennt sind. Der auf der Halluxseite gelegene Teil ist dicker. Es muss sich um das Centrale tibiale distale handeln, während der andere Teil das Centrale tibiale proximale darstellt. Auf seiner fibularen Seite verschmälert es sich, biegt sich zurück und dringt auf der Oberseite der Tibia zwischen diese und die Fibula ein. Seiner Lage nach gibt sich dieser Fortsatz unzweideutig als das Intermedium zu erkennen. Morse (1880) deutete diesen Processus ascendens ebenfalls schon als Intermedium. Baur (1883) lehnte diese Deutung jedoch ab und betrachtete diesen Fortsatz nur als eine sekundäre Bildung, die der mechanischen Festigung des Tibiotarsus dienen sollte. Sein Einwand, das Intermedium sei schon bei den Reptilien klein *(Lacerta)* oder im Tibio-centrale aufgegangen (Schildkröten, Krokodile) und könne deswegen bei den Vögeln nicht wieder selbständig werden, fällt dahin, weil die erwähnten Formen alle embryonal ein gegenüber den Vögeln sehr viel grösseres, selbständiges Intermedium zur Entwicklung bringen (vergl. Steiner, 1934). Auch Sieglbauer (1911) sieht im Processus ascendens ebenfalls zur Hauptsache das Intermedium. Broom (1906) fand es beim 10- und 11-tägigen Straussenkeimling noch als selbständiges Knorpelelement vor. Das gesamte grosse Knorpelstück am Tibiaende ist somit aus dem Intermedium und den beiden Centralia tibialia hervorgegangen. Distal vom Mittelstück dieses Knorpelelementes befindet sich eine weitere querverlaufende, dünne, nicht sehr auffällige, unverknorpelte Gewebeverdichtung. Auf der fibularen Seite ist auch sie etwas zurückgekrümmt.

Obwohl an ihr keinerlei Trennung angedeutet ist, ist sie offenbar durch Verwachsung des proximalen und des distalen Centrale fibulare entstanden.

An der Basis der entsprechenden Zehenstrahlen sind alle 5 Tarsalia vorhanden. Das 1. ist ziemlich schwer zu erkennen, da es sehr klein, unverknorpelt und recht undeutlich differenziert ist. Es liegt vorne und seitlich am tibialen Centraliaknorpel. Das 2. Tarsale ist grösser und beginnt gerade zu verknorpeln. Am grössten ist das 3. Tarsale, etwas kleiner das 4. Beide sind bereits ein wenig verknorpelt, und zwar völlig unabhängig voneinander. Das 5. Tarsale ist beim Emu-Keimling klein, doch sogar deutlicher wahrnehmbar als das 1. Man findet es direkt am distalen Ende des Fibulare. Mit Ausnahme des I. und V. ist die Verknorpelung der Metatarsalia weit fortgeschritten. Sie erfolgt in jedem unabhängig. Auch die Phalangen enthalten zum Teil schon eigene Knorpelzentren. Das vorknorpelige Metatarsale I erweist sich als am wenigsten entwickelt. Es ist nur kurz und ziemlich dünn und reicht nicht bis zu seinem Tarsale hinab, sodass dazwischen eine Lücke aus gewöhnlichem Bindegewebe bestehen bleibt (vergl. das auf Seite 342 über den I. Finger im Emuflügel Gesagte). Es divergiert gegenüber dem II. nach der präaxialen Seite unter einem Winkel von etwa 45°, zeigt somit eine schon deutlich erkennbare Opposition und ist gegen die Plantarseite verlagert. Metatarsale II ist fast dreimal so lang und dick und bildet wie die restlichen Metatarsalia die unmittelbare Fortsetzung des zugehörigen Tarsale. Das III. verläuft mit dem II. beinahe parallel. Es ist noch beträchtlich länger und dicker als dieses. Am längsten erscheint das IV., das gegenüber dem vorhergehenden nach der postaxialen Seite des Fusses divergiert. Metatarsale V ist ungefähr parallel mit dem IV., jedoch viel kürzer und vor allem viel dünner als dieses. Ferner setzt in ihm die Verknorpelung erst ein. Es fällt auf, dass es zwar dünner, aber beträchtlich länger als das Metacarpale I ist. Zudem besitzt es noch eine lange, dünne, vorknorpelige Phalange, die dem Hallux völlig abgeht. Die V. Zehe erreicht somit beim Emu-Embryo unbedingt eine höhere Entwicklung als die I. Die Zahl der Phalangen der übrigen Zehenstrahlen beträgt je 2. Die proximale Phalange ist viel länger und beginnt eben zu verknorpeln, während die distale kurz ist und eine dichte prochondrale Gewebeverdichtung darstellt. Auffällig ist die Anordnung der beiden Zehenglieder des

IV. Strahles, die zusammen einen postaxialwärts gerichteten Bogen beschreiben, ein Verhalten, das ausserordentlich an die bei den Reptilien bogenförmig nach rückwärts gerichtete, längste IV. Zehe des Fusses erinnert, wie denn im Gesamten auf die geradezu überraschende Gleichheit des Aufbaues und der Zusammensetzung des Fusskelettes hingewiesen sei, welche namentlich zwischen der embryonalen Fussanlage des Emu und jener eines Crocodiliers *(Caiman)* besteht (vergl. Steiner, 1934).

Die Verhältnisse beim entsprechenden Stadium von *Anas* gleichen weitgehend den bei *Dromiceius* beschriebenen. Zum grössten Teil können dieselben Elemente gefunden werden. Auch die Anordnung stimmt im allgemeinen überein (Fig. 10). Praehallux und Tibiale erscheinen ebenfalls als eine vom lateralen Tibiaende schräg nach vorn und aussen gerichtete, ziemlich lange und sich verjüngende Gewebeverdichtung. Dagegen fehlt der Überrest des Pisiforme. Das Fibulare ist gross, rundlich, verknorpelt. Als die grössten Elemente des Tarsus erscheinen die im Verknorpelungsprozess begriffenen Centralia tibialia, deren Lage die gleiche wie bei *Dromiceius* ist. Bei *Anas* sind sie jedoch noch völlig voneinander getrennt und eher noch mächtiger, besonders das distale, welches etwas weiter vorne als das proximale liegt. Von der Fibularseite des letzteren zieht sich ein sehr dünnes, dichtes Bindegewebsband zwischen Tibia und Fibulare hindurch nach hinten gegen die Fibula hin, das Rudiment des in starker Rückbildung begriffenen Intermediums.

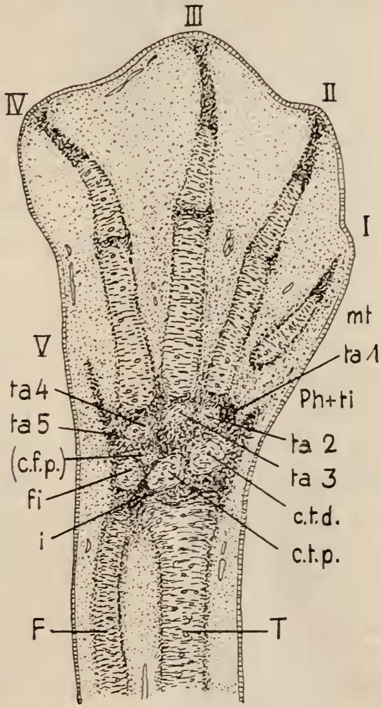


Fig. 10.
Anas, 8 ½-täg. Embryo.
Skelettanlage des linken Fusses.
(Kombinationszeichnung aus mehreren Sagittalschnitten.) — Vergr. 12×

Von den Centralia fibularia scheint nichts mehr vorhanden zu

sein. Vielleicht kann ein kleiner, heller Fleck vorne an der tibialen Fläche des Fibulare als letzter Rest des Centrale fibulare proximale gelten. Die Tarsalia verknorpeln unabhängig voneinander. Das 2., 3. und 4. sind gross und schon ziemlich verknorpelt. Sie liegen nebeneinander am Grunde der entsprechenden Metatarsalia. Das 1. ist neben dem 2. als kleine, unverknorpelte Gewebeverdichtung zu erkennen. Das 5. entspricht in Grösse und Entwicklung dem 1. und befindet sich neben dem 4. vor dem Fibulare. Zwischen dem Metatarsale I und dem Tarsale 1 besteht wie beim Emu ein sehr grosser Zwischenraum. Das Metatarsale I ist jedoch bei der Ente lang, dick und stark verknorpelt. Es ist ungefähr gleichgerichtet wie beim Emu und zeigt gleichfalls eine deutliche Oppositionsstellung, die nur im Hinblick auf den mit einer Greifzehe versehenen Sitzfuss eines arboricolen Vorfahrens verständlich wird. Die Metatarsalia II-IV sind lange, recht dicke Knorpelstäbe. Sie divergieren nur wenig. Der mittlere, gleichzeitig der längste und kräftigste, verläuft ziemlich in der Längsachse des Unterschenkels. Der V. Strahl zeigt gegenüber den andern eine kümmerliche Ausbildung. Er ist sehr dünn, recht kurz und erreicht im Gegensatz zum Emu wohl nie das Knorpelstadium. Auch fehlt dieser zurückgebildeten Zehe hier umgekehrt eine Phalangenanlage, während dem Metatarsale I eine solche aufsitzt. Diese Entwicklung ist typisch für den Carinatenfuss, dessen Ausgangsform, nach dem Fusse von *Archaeopteryx* zu schliessen, der Sitz- oder Baumfuss gewesen sein muss. Bei diesem bleibt im typischen Falle im adulten Zustande die I. Zehe als eine nach rückwärts gewendete Zehe bestehen, während die V. schon sehr frühzeitig vollständig zurückgebildet wurde. Die Tatsache nun, dass beim Emu-Keimling die I. Zehe stärker reduziert ist als die V., ist ein sehr starkes Argument für die Annahme, dass beim Emu die Abzweigung vom flugfähigen Vogelstamm und die Anpassung an die terrestrische Lebensweise und damit die Reduktion der I. Zehe schon sehr frühzeitig eintrat, und zwar zu einer Zeit, da im Sitzfuss des gemeinsamen Vogelahnen die V. Zehe noch relativ gut entwickelt gewesen sein muss. Die mittleren Metatarsalia tragen beim Entenkeimling je zwei Phalangen, von denen die proximale kräftig und verknorpelt, die distale dünn und erst vorknorpelig ist. Diejenigen der IV. Zehe fallen wiederum durch ihre starke Krümmung nach hinten auf.

Auch beim Fuss konnte der ältere Embryo von *Dromiceius*

verwendet werden. Er zeigt gegenüber dem jüngern Stadium gewaltige Unterschiede (Fig. 11). Vor allem haben sich die Proportionen durch die enorme Streckung der Metatarsalia völlig geändert. Im weitern sind manche Elemente, besonders solche des Tarsus, verschwunden und neue Phalangen erschienen. Im allgemeinen hat eine wesentliche Vereinfachung stattgefunden. Die Tibia dominiert über die Fibula. Sie ist nun mehrmals so dick wie diese. Von Praehallux und Tibiale einerseits und von Pisiforme andererseits findet man keine Spur mehr. Die vereinigten Centralia tibialia bilden dagegen den grössten Knorpel des Tarsus (sog. Astragalus auct.). Die angedeutete Trennung zwischen dem proximalen und distalen Element ist verschwunden. Auch das Intermedium ist wahrscheinlich vollständig verloren gegangen. Am Ende der Fibula hat sich das grosse Fibulare als selbständiger Knorpel erhalten (Calcaneus auct.). Von den Centralia fibularia ist keine Spur mehr zu erkennen. Auch die Reihe der Tarsalia ist in starker Rückbildung begriffen. Das 1. und das 5. sind ganz verschwunden, die 3 mittleren zu einer einzigen, bandartigen Knorpelscheibe vereinigt. Das 3. ist am grössten, das 2. und das 4. stellen nur noch kleine, offensichtlich stark reduzierte Anhängsel desselben dar. Eine sehr starke Reduktion kommt bei den Metatarsalia I und V zur Geltung, indem sich beide nur noch als überaus kleine, dünne Gewebestränge nachweisen lassen. Die ungeheure

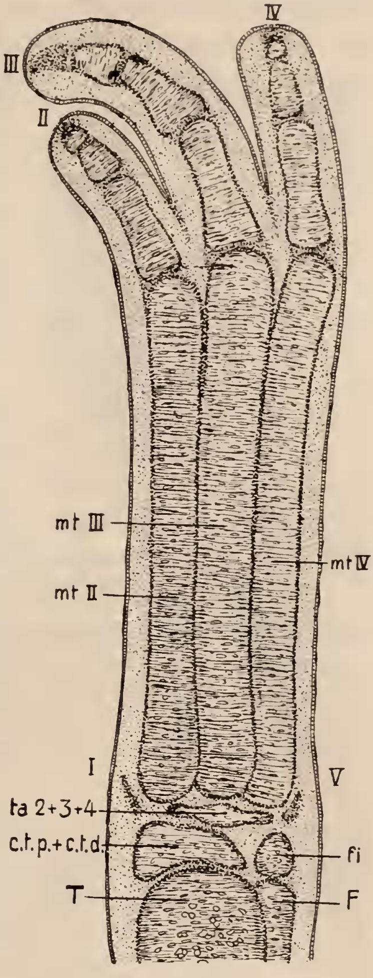


Fig. 11.
Dromiceius, ca. 20-täg. Embryo. Skelettanlage des rechten Fusses. (Kombinationszeichnung aus mehreren Schrägschnitten.) Vergr. 11 ×

Streckung und Kräftigung der Metatarsalia II-IV (späterer Laufknochen) ist bereits erwähnt worden. Der mittlere ist noch etwas stärker als die seitlichen und trägt 4 Phalangen, jene bloss 3. Bei allen Zehenstrahlen ist die 1. Phalange die längste und am weitesten entwikkelte, die 2. länger als die 3. und an der Mittelzehe die 3. wiederum länger als die erst vorknorpelige 4., welche sich als definitives Endglied krallenartig zuspitzt. Die 3. Phalange der II. Zehe zeigt hingegen keine Zuspitzung, obgleich auch sie das definitive Endglied ist.

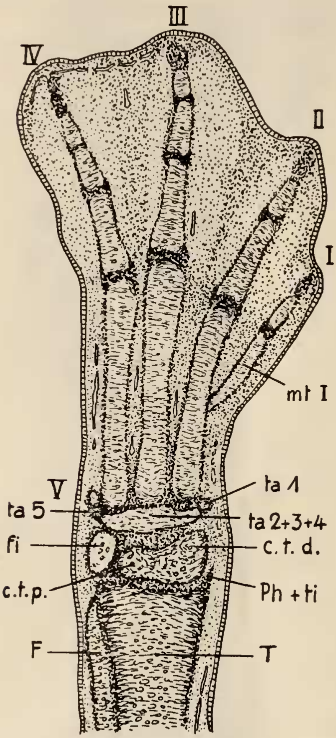


Fig. 12.
Anas, 9 ½-täg. Embryo.
Skelettanlage des linken Fusses.
(Kombinationszeichnung aus mehreren Sagittalschnitten.)
Vergr. 12 ×

Beim entsprechenden Stadium von *Anas* (Fig. 12) bestehen im Gesamten dieselben Verhältnisse, doch ist die Reduktion nicht gar so weit fortgeschritten. Ferner liegen hier ganz andere Proportionen vor, da ebenfalls eine weitgehende Annäherung an den adulten und vom Laufbein des Emu so verschiedenen Zustand (Schwimmbein) stattgefunden hat. Die Metacarpalia sind im Verhältnis zum Emu-Keimling bedeutend kürzer. Die Tibia ist viel massiger als die Fibula und lässt noch den Rest des Tibiale + Praehallux in Form eines kleinen Spitzchens sehen. Die Centralia tibialia bilden nun auch einen einheitlichen, grossen Knorpel (Astragalus) wie bei *Dromiceius*. Weitere Übereinstimmungen ergeben sich aus dem Fehlen des Intermediums, dem völligen Schwund der Centralia fibularia, der gleichartigen Ausbildung des Fibulare (Calcaneus) und der Verschmelzung der Tarsalia zu einer einheitlichen Knorpelscheibe. An letzterer lassen sich aber noch alle 5 Elemente nachweisen; allerdings sind das 1. und das 5. sehr klein. Das grösste ist auch hier das mittlere. Von den Metatarsalia ist das V. bis auf einen unscheinbaren Rest am proximalen Ende

des IV. reduziert worden. Das I. dagegen hat sich in seiner typischen Lage und Grösse erhalten, was, wie schon erwähnt, für die meisten Carinaten charakteristisch ist. Es trägt nun sogar die ihm zukommenden zwei Phalangen, von denen die distale jedoch sehr klein und unverknorpelt ist. Die Metatarsalia II-IV divergieren weniger als auf dem jüngern Stadium. Die Phalangenstrahlen weichen dagegen immer noch beträchtlich auseinander. Auch bei *Anas* nimmt die Länge der aufeinanderfolgenden Phalangen nach aussen hin sukzessive ab. An jedem der drei Strahlen stellt die äusserste erst eine bindegewebige Verdichtung dar. Die Phalangenzahl ist vollständig und lautet demnach 3-4-5. Im Ganzen genommen bleibt somit auf späteren Embryonalstufen der typische Carinatenfuss (*Anas*) länger auf seiner ursprünglichen Ausbildung stehen, während der Ratitenfuss (Lauffuss des Emu) eine sich progressiv beschleunigende, einseitige Entwicklung durchläuft, trotzdem er anfänglich den primitiveren Aufbau besitzt.

Auf eine Angabe von Heilmann (1926), der eine grössere Bedeutung beigemessen werden könnte, sei in diesem Zusammenhang mit der Entwicklung des Fusskelettes noch besonders hingewiesen. Er schreibt (p. 24) über *Archaeopteryx:*

„Another curious feature is that the distal tarsals are not discernible, obviously not lost however, as there is no gap in the joint. The only possible explanation is that the distal tarsals have not fused with one another, but each one separately with the upper end of the corresponding metatarsal, a phenomen having no parallel among birds, their embryos, or reptiles.“

Nach dieser Angabe würde *Archaeopteryx* mit dem angeblichen Verhalten der Tarsalia (Verschmelzung mit den Metatarsalia) in der Tat ganz isoliert dastehen und käme deshalb auch nicht als ein direkter Vorfahre der rezenten Vögel in Betracht. Nach meinen Befunden können jedoch die Angaben Heilmann's nicht zutreffen, insbesondere nicht die Deutung, welche er seinen diesbezüglichen Abbildungen gegeben hat. Wie aus der vorhergehenden Beschreibung ersichtlich ist, legen sich bei allen Vogelembryonen wenigstens die mittleren Tarsalia auf frühem Stadium als getrennte, ziemlich grosse Knorpelelemente an. Im Laufe der Entwicklung erfolgt dann ihre gegenseitige Verschmelzung und Reduktion, welche auf noch späteren Stadien sogar so weit geht, dass sie nur noch als eine sehr schmale, Meniscus-ähnliche Knorpelscheibe vorhanden sind. Wahr-

scheinlich geht aus dieser Scheibe der knorpelige Meniscus des Intertarsalgelenkes, den Selenka (1891) als Cartilago semilunaris bezeichnete, hervor, vielleicht degeneriert sie auch vollständig. Auf jeden Fall ist das, was Heilmann im Intertarsalgelenk der adulten Carinaten als Tarsalia ansieht und in seiner Fig. 14 D in dieser Weise gedeutet hat, offensichtlich die dreihöckerige proximale Epiphyse des aus den 3 mittleren verschmolzenen Metatarsalia hervorgegangenen Laufknochens. Die wirklichen Tarsalia sind als Meniscusband dagegen nicht mehr zu erkennen und könnten nach ihrer embryonalen Entwicklungsweise unmöglich die Grösse wie auf seiner Fig. 14 B erreicht haben. Für *Archaeopteryx* ist aber anzunehmen, dass diese Reduktion der Tarsalia auch schon in ähnlicher Weise durchgeführt war, sodass sie auch nicht mit den Metatarsalia verschmelzen konnten. Dagegen lässt sich bei *Archaeopteryx* erkennen, dass die Verschmelzung der Metatarsalia zum typischen Laufknochen der Vögel noch nicht vollständig erreicht war (vergl. Fig. 14 C bei Heilmann), sodass selbstverständlich auch deren proximale Epiphysen (die angeblichen Tarsalia Heilmann's) voneinander getrennt blieben. Im Verhalten der Tarsalia kann somit im Sinne der Angaben von Heilmann zwischen *Archaeopteryx* und den rezenten Vögeln (Ratiten und Carinaten) kein Unterschied nachgewiesen werden.

V. ZENTRALNERVENSYSTEM.

Eine umfassende Darstellung der Ausbildung des zentralen Nervensystems kann hier leider nicht erfolgen, da zu einer solchen unbedingt die Untersuchung von Serien Längs-, Quer- und Frontalschnitten erforderlich gewesen wäre. Immerhin geben die vorliegenden Rekonstruktionsmodelle einen gewissen Überblick über die räumlichen Gestaltungsverhältnisse und ermöglichten damit, neben vielen gemeinsamen Merkmalen auch einige Unterschiede zwischen dem Keimling des Emu und demjenigen der Ente festzustellen. Wichtig erscheint wiederum die Feststellung, dass tiefgreifende Verschiedenheiten nicht vorkommen; denn die für die Carinaten typische Ausprägung des Zentralnervensystems findet man auch bei *Dromiceius* vor.

A. Gehirn.

(Vergl. nachstehende Tabelle und Fig. 13 und 14.)

Relative Längenmasse des Gehirns (in Dorsalwirbeleinheiten).

Gemessene Strecke		*Dromiceius*	*Anas*
Bulbus olfactorius—N. oculomotorius		11	10
N. oculomotorius—1. Spinalnerv		10	9,5
Telencephalon:	Länge der Basis	6	6,5
»	max. Höhe der Stammganglien.	2	4
Mesencephalon:	max. Länge	8,5	7,5
»	max. Höhe	6	5
»	max. Breite (grösste Hirnbreite)	10	11
»	max. Länge der Basis	4	3

Die Entwicklung des Gehirnes ist in den beiden Embryonen von *Dromiceius* und *Anas* gleich weit fortgeschritten. Die 5 Hauptabschnitte lassen sich ohne Schwierigkeit erkennen. Der Gesamthabitus des Gehirnes ist auch beim Emu ausgesprochen vogelartig. Immerhin erweist es sich deutlich als etwas gestreckter (vergl. Fig. 13 und 14 und Tabelle) als dasjenige von *Anas*, und sein Hirnstamm ist gegenüber der Basis des Telencephalons massiger entwickelt, während bei jener diese beiden Abschnitte ungefähr gleich stark ausgeprägt sind. Diese beiden Merkmale dürften beim Emu als primitiver gewertet werden. Dagegen entsprechen Grösse und äussere Form des Telencephalons des Emu-Keimlings ganz den Verhältnissen bei den Carinaten. Die Ventrikel der beiden Hemisphären sind bei ihm jedoch viel geräumiger als bei diesen, was eine Folge der weit geringeren Mächtigkeit des Ventrikelbodens ist. Die Carinaten zeichnen sich nach Haller von Hallerstein (1934) gerade durch die riesige Ausbildung der Stammganglien und die dadurch bedingten kleinen Ventrikel des Endhirnes gegenüber den Reptilien aus. In dieser Beziehung scheint sich also der Emu auch wieder recht primitiv zu verhalten. Der Bulbus olfactorius am vordern Ende der Hemisphäre und der Nervus olfactorius sind wie bei allen Vögeln mit Ausnahme des *Apteryx* (T. J. Parker, 1891) nur schwach entwickelt, während sich die meisten Reptilien durch gut ausgebildete Bulbi olfactorii auszeichnen. Die Trennung der beiden Hemisphären ist noch sehr unvollständig. Die beiden

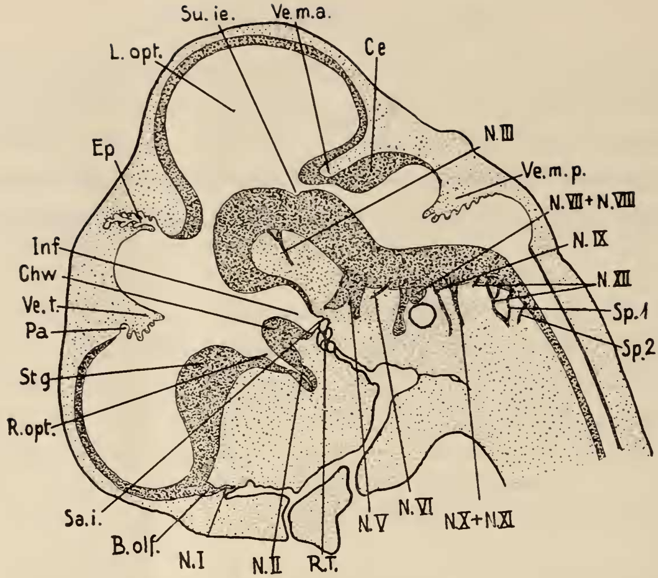


Fig. 13.

Dromiceius, 15-täg. Embryo.

Mediananansicht der Gehirnanlage.
(Schematisierte Kombinationszeichnung aus mehreren Sagittalschnitten.) — Vergr. 7,5×

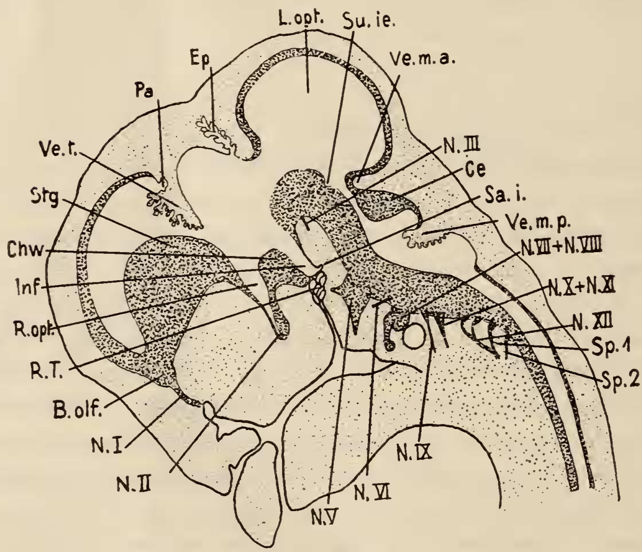


Fig. 14.

Anas, 8 ½-täg. Embryo.

Mediananansicht der Gehirnanlage.
(Schematisierte Kombinationszeichnung aus mehreren Sagittalschnitten.) — Vergr. 7,5×

Ventrikel vereinigen sich unten und hinten zum geräumigen medialen Ventriculus impar. Die Grenze gegen das Diencephalon bildet am Dach das Velum transversum, das auf seiner Vorderseite einen kräftigen Plexus chorioideus trägt, der bei *Anas* bedeutend umfangreicher ist. Dicht davor ist die Anlage der Paraphyse bei beiden untersuchten Embryonen als kleine Ausstülpung eben noch erkennbar, während die Epiphyse, die sich hinten am Zwischenhirndach gegen oben und vorne ausstülpt, ziemlich lang und in viele kleine Schläuche und Bläschen gegliedert ist. An der Gehirnbasis zeigt eine trichterartige Ausweitung des 3. Ventrikels, der Recessus opticus, die Grenze zwischen Tel- und Diencephalon an. Hier löst sich der Nervus opticus als ein dicker, im Querschnitt ovaler, hohler Strang ab. Bei *Dromiceius* ist sein Lumen vom Ventrikel bis zur Augenblase noch kontinuierlich, bei *Anas* und *Gallus* dagegen verschwindet es in geringer Entfernung vom Gehirn. Hinter dem Recessus opticus wölbt sich der Chiasmawulst sowohl bei *Dromiceius* als auch bei den Carinaten-Embryonen kräftig in den dritten Ventrikel vor. Auf ihn folgt wieder eine trichterförmige Ausstülpung, das Infundibulum, an dessen Boden sich die Rathke'sche Tasche anlegt. Sie zeigt wie die Epiphyse einen Knäuel von kleinen, gewundenen Schläuchen, was frühzeitig den drüsigen Charakter dieses Organes zum Ausdruck bringt. Der Saccus infundibuli, der sich dem Chordaende entgegenstreckt, ist bei allen untersuchten Embryonen gut ausgeprägt. Das Mesencephalon von *Dromiceius* erinnert völlig an die Verhältnisse bei den Carinatenkeimlingen. Die Mittelhirnbeuge ist sehr stark. Die Basis des Mittelhirnes ist beim Emu deutlich stärker und gestreckter als bei *Anas*, was auffällig an Reptilienverhältnisse erinnert. Besonders die vordere Partie ist bei der Ente stark abgeflacht. Die Masse in der Tabelle wurden so erhalten, dass der längste mediale Durchmesser vom Sulcus intraencephalicus bis zur Hinterwand des Infundibulums gemessen wurde. Die ganz enorme Hervorwölbung des Daches und der Seitenwände des Mesencephalons übertrifft sogar noch diejenige der untersuchten Carinatenstadien (vergl. Tabelle), doch ist die Wandung wie bei diesen relativ dünn. Durch eine seichte mediane Einbuchtung wird die Trennung in die beiden seitlichen Lobi optici, die Endstationen der Sehnerven, angedeutet. Hier erreicht das Gehirn seine grösste Breite. Sie ist beim Emu etwas geringer als bei der Ente, was auch wieder als das primitivere

Verhalten bewertet werden dürfte. Die mächtige Ausdehnung des Mittelhirnes ist nach Haller von Hallerstein (1934) für die Vögel als ausgesprochene Augentiere charakteristisch, während bei den Reptilien die entsprechenden Gebiete viel schwächer entwickelt sind. Der Hohlraum des Mittelhirnes steht nach vorne mit dem 3. Ventrikel, sowie nach hinten mit dem 4. Ventrikel nur durch einen engen Kanal in Verbindung. Die Basis des 4. Ventrikels bildet der massige, einheitliche Hirnstamm, an welchem vorn der querverlaufende Sulcus intraencephalicus die Grenze gegen den Boden des Mesencephalons angibt. Dicht hinter dem Velum medullare anterius, das den engen Isthmus zwischen dem Mesencephalon und dem Metencephalon verursacht, ist das sonst ausserordentlich dünne Dach des 4. Ventrikels auffällig verdickt und springt dadurch gegen den Hohlraum vor, und zwar bei *Dromiceius* etwas weniger stark als bei den entsprechenden Carinatenstadien, obwohl es auch beim Emu, gesamthaft betrachtet, nicht weniger mächtig entwickelt ist als bei den Carinaten. Diese Verdickung ist die Anlage des Kleinhirnes, welches, wie von Kupferer (1906) betont, bei den Carinaten auf diesem Stadium noch mit demjenigen der Reptilien übereinstimmt. Später entwickelt es sich dann bei den Vögeln zum reich gegliederten Cerebellum, während es bei den Reptilien nur eine weit schwächere Entfaltung durchmacht. Diese unterschiedliche Differenzierung des Hauptorganes des Statotonus dürfte, wie Haller von Hallerstein (1934) ausführt, von der verschiedenen Bewegungsweise der Vögel und Reptilien herrühren, da das Fliegen viel höhere Ansprüche an dieses Organ stellt als das Kriechen. Auch die flugunfähigen Ratiten besitzen ein gut ausgebildetes Kleinhirn, was trotz der Feststellung von Stresemann (1927-1934), dass „die Anforderungen, welche die Gangbewegungen an diesen Zentralapparat stellen", nicht geringer sein sollen als diejenigen, die sich beim Fluge ergeben, nun aber auch als Erbe aus der flugfähigen Entwicklungsperiode der Ratiten gedeutet werden könnte. Die Grenze zwischen Metencephalon und Myelencephalon ersieht man aus einer dorsalen Einbuchtung des 4. Ventrikels, dem Velum medullare posterius. Es weist sowohl bei *Dromiceius* wie bei den entsprechenden Carinaten-Embryonen eine reichliche Faltenbildung auf, die als Plexus chorioideus ein Stück weit auf das ausserordentlich dünne Dach des Nachhirnes übergreift. Durch dieses Velum wird der Ventrikel in zwei kugelige

Erweiterungen geteilt, von denen die vordere dem Metencephalon, die hintere, etwas kleinere, der Medulla oblongata angehören. Grenzen zwischen den einzelnen Neuromeren des Hirnstammes können auf diesem Stadium bei keinem der untersuchten Embryonen festgestellt werden. Die einzigen Hinweise für die ursprüngliche Neuromerie bieten die aus dem Hirnstamm austretenden Gehirnnerven. Der vorderste, der N. oculomotorius, verlässt als ein dünner Faden den durch die Mittelhirnbeuge stark gekrümmten Boden des Mittelhirnes. Ebenfalls sehr dünn sind der 4. und der 6. Gehirnnerv. Ausserordentlich kräftig erscheint dagegen der N. trigeminus, der kurz nach seinem Austritt das grosse Ganglion semilunare bildet. Facialis und Statoacusticus treten vereinigt aus dem Hirnstamm aus und trennen sich erst in ziemlicher Entfernung von diesem. Während der 8. Gehirnnerv ins Labyrinth eindringt, zieht der 7. vor diesem in die Gesichtspartie des Schädels hinab. Mit zwei Wurzeln verlassen der Glossopharyngeus und mit mehreren der Vagoaccessorius das verlängerte Mark. Sie verlaufen dann als zwei parallele Stränge in die Kiemenregion. Vom N. hypoglossus lassen sich, wie schon früher erwähnt, von den ursprünglich 4 Wurzelpaaren beim Emu noch deren 3 erkennen, von denen die vorderste allerdings sehr kümmerlich ist (Taf. 3, Fig. 8). Ihrer Herkunft nach sind diese Wurzelpaare Spinalnerven und gehören den 3 hintersten, vom Rückenmark ins Gehirn aufgenommenen Neuromeren an. Auf den vorliegenden Stadien setzt sich aber das Rückenmark durch die plötzliche Verengung des 4. Ventrikels in den Canalis centralis und durch die starke Nackenbeuge vom Gehirn scharf ab. Die genaue Grenze gibt natürlich der Austritt des 1. Spinalnervenpaares an.

B. Rückenmark.

Seine Form ist im allgemeinen bei *Dromiceius* gleich wie jene bei den Carinaten-Embryonen. Es stellt eine Röhre von ungleicher Wanddicke dar. Seine Querschnittsform kann an den Längsschnitten nicht mit Sicherheit erkannt werden; doch scheint sie eher höher als breit zu sein. Die seitlichen Wände sind beträchtlich dicker als die obere und die untere Wand. Der Canalis centralis ist ziemlich gross, seitlich zusammengedrückt und daher mehrfach höher als breit. Ferner wechselt seine Weite im Bereiche der ver-

schiedenen Körperregionen stark, wie auch das Rückenmark als Ganzes dünnere und dickere Stellen besitzt. So ist es bei den Keimlingen des Emu, der Ente und des Huhnes an seinem vorderen Ende, dicht hinter dem Gehirn, noch sehr massig, verjüngt sich aber rasch und bleibt dann fast in der ganzen Halsregion gleich dick. Die Messungen, die mit dem Okularmikrometer durchgeführt wurden, ergaben in dieser Region für den grössten vertikalen Durchmesser bei *Dromiceius* 20, bei *Anas* 21 und bei *Gallus* 22 Masseinheiten, wobei eine solche 47 μ entspricht. Im Bereiche des Schultergürtels schwillt aber das Rückenmark bei den Embryonen von *Anas* (29 Masseinheiten) und *Gallus* (27 Masseinheiten) zu einer deutlichen Intumescentia cervico-brachialis an. Hinter dieser nimmt die Dicke ziemlich rasch ab, bei der Ente auf 26, beim Huhn auf 22 Einheiten. Die Intumescentia cervico-brachialis ist auch bei den adulten Carinaten, wie schon FUERBRINGER (1888) erwähnte, sehr gross, was im Hinblick auf die starke mechanische Beanspruchung und entsprechende Ausbildung der Flügel leicht verständlich ist. Die adulten Ratiten mit ihren funktionslosen vordern Extremitäten besitzen dagegen keine Cervicalanschwellung. Auch der vorliegende Keimling des Emu zeigt im Gegensatz zu denjenigen der Carinaten keinerlei Anzeichen einer solchen. Das Rückenmark wird nur ganz allmählich ein wenig dicker (21 Einheiten), ohne sich jedoch nachher wieder zu verjüngen. Dieses Verhalten hängt offensichtlich mit der auch embryonal nachweisbaren frühzeitigen Reduktion der Flügel zusammen, doch spricht es weder für noch gegen die Ableitung der Ratiten von flugfähigen Vorfahren, die sicherlich eine Intumescentia cervico-brachialis besessen haben, da eine solche nach HALLER VON HALLERSTEIN (1934) auch den Reptilien zukommt. Die Lumbosacralanschwellung des Rückenmarkes ist dagegen beim Emu-Keimling mit einem grössten vertikalen Durchmesser von 30 Einheiten recht ansehnlich. Sie nimmt ganz allmählich zu und nachher wieder ab und erstreckt sich in ihrer ganzen Länge etwa vom 27. bis zum 42. Spinalganglion. Der Entenkeimling weist mit ebenfalls 30 Einheiten in der Höhe und einer Ausdehnung ungefähr vom 23. bis 35. Ganglion gleichfalls eine beinahe gleich kräftige Intumescentia lumbo-sacralis auf. Relativ schwach entwickelt, immerhin aber noch ganz deutlich erkennbar, ist sie bei dem entsprechenden Stadium von *Gallus* mit einem maximalen Vertikaldurchmesser

von bloss 24 Einheiten und einer Ausdehnung etwa vom 22. bis 32. Spinalganglion, was immerhin für *Gallus* als ausgesprochener Laufvogel auffällig ist. Eine Eigentümlichkeit, die ausschliesslich den Vögeln zukommt (vergl. Stresemann, 1927-34; Haller von Hallerstein, 1934), stellt im Bereiche des Lumbalwulstes der Sinus rhomboidalis sacralis dar, der sich im allgemeinen über 5—6 stets praesacrale Segmente erstreckt. Beim adulten Vogel erscheint er als ein gallertiges, zartes und flüssigkeitsreiches Gewebe von kahnförmiger Gestalt, das die beiden Hinterstränge des Rückenmarks auseinander drängt. Seiner Herkunft nach ist er ein umgewandeltes Gliaseptum. Er spielt im Energiehaushalt der Vögel wahrscheinlich eine bedeutende Rolle, denn Terni (1924) wies in seinen Zellen eine sehr reiche Glycogenspeicherung nach. Über das Vorkommen des Sinus rhomboidalis bei Ratiten liegen, soweit mir bekannt ist, keine Angaben vor, doch nehme ich an, dass er ihnen nicht fehlt, da sonst dieses abweichende Verhalten den Untersuchern (z. B. schon Fuerbringer, 1888; Gadow, 1891; etc.) gewiss aufgefallen und von ihnen ausdrücklich erwähnt worden wäre. Ältere Carinaten-Embryonen besitzen bereits dieses Organ (vergl. Fig. 302 bei von Kupferer, 1906). Bei meinen Carinatenstadien kann es allerdings nicht mit Sicherheit erkannt werden, da mir nur die für solche Untersuchungen höchst ungeeigneten Längsschnitte zur Verfügung standen. Immerhin zeigte es sich, dass im Bereiche der grössten Dicke des Lumbalwulstes der Zentralkanal in der Mitte stark eingeengt wird und so im Querschnitt eine ungefähr hantelartige Gestalt annimmt. Die Dorsalstränge scheinen demnach etwas auseinander zu weichen und die Bildung eines Sinus rhomboidalis einzuleiten. Bei meinem *Dromiceius*-Embryo konnte ich aber nachweisen, dass genau die gleichen Verhältnisse vorliegen, sodass er sich auch in dieser Hinsicht wie ein typischer Vogel verhält. Hinter dem Lumbalwulst verringert sich der Vertikaldurchmesser des Rückenmarks ziemlich beträchtlich, bei *Dromiceius* auf 10, bei *Anas* und *Gallus* auf je 9 Masseinheiten, und verjüngt sich dann weiterhin gleichmässig bis vor den Ventriculus terminalis (Fig. 3 und 4). Unmittelbar vor diesem betragen die diesbezüglichen Masse beim Emu noch 7, bei den Carinatenkeimlingen noch je 4 Einheiten. Grösse und Gestalt der Endblase des Rückenmarkes sind bereits im vorhergehenden Kapitel beschrieben worden.

Die Spinalganglienpaare sind bei sämtlichen untersuchten Embryonen gut entwickelt. In der Schwanzregion werden sie infolge der von vorn nach hinten fortschreitenden Differenzierung und wohl auch im Hinblick auf ihre geringere Bedeutung immer kleiner und verschwinden schliesslich ganz. Ihre Gesamtzahl beträgt in den vorliegenden Stadien beim Emu 54, bei der Ente 45 und beim Huhn 42. Die austretenden Spinalnerven, die den Wirbelkanal sofort verlassen, vereinigen sich im Bereich der vordern und hintern Extremität bereits auf diesen frühen Stadien zu mehr oder weniger ausgedehnten Plexusbildungen. Beim Emu-Keimling ist der Plexus brachialis allerdings äusserst kümmerlich entwickelt, indem er nur von wenigen und zudem sehr dünnen Nerven gebildet wird, ein Verhalten, das offensichtlich im Zusammenhang mit der von allem Anfang an schwachen Entwicklung der funktionslos gewordenen vordern Gliedmassen steht. Die Vereinigung kann nur für den 17. und 18. Spinalnerv nachgewiesen werden. Der 16. läuft jedoch mit dem 17. ziemlich weit parallel und nähert sich ihm schliesslich beträchtlich, doch endigt er, bevor es zur Vereinigung kommt. Seinem ganzen Verlaufe nach darf er aber doch mit grösster Wahrscheinlichkeit ebenfalls als Plexusnerv gelten. Auch der 19. Spinalnerv dürfte ein solcher sein, denn er wendet sich von Anfang an nach vorne in die Gegend des Plexus. Es ist sehr leicht möglich, dass auf späteren Entwicklungsstadien noch ein bis zwei weitere Spinalnerven in den Plexus eintreten. Beim adulten *Casuarius* beteiligen sich nach Fuerbringer (1888) der 16. bis 20. Spinalnerv am Hauptplexus. Eine Angabe über den Emu konnte leider nirgends gefunden werden. Der Plexus brachialis des entsprechenden Entenkeimlings ist im Gegensatz zu *Dromiceius* sehr kräftig ausgebildet. Die Zahl der Spinalnerven ist grösser (14.—19.) und ihre Dicke weit beträchtlicher. Gadow (1891) gibt an, dass eine Vereinigung der Spinalnerven erst in grösserer Entfernung vom Rückenmark, ein sog. offener Plexus, gegenüber dem geschlossenen, d. h. dem frühzeitigen Zusammentreffen, das primitivere Verhalten sei. Bei den vorliegenden Embryonen erfolgt die Vereinigung in ziemlicher Entfernung vom Rückenmark, sodass ontogenetisch in der Tat das primitivere Verhalten (offener Plexus) zuerst verwirklicht wird. Eine später im Laufe der Embryonalentwicklung erfolgende Verschiebung zum geschlossenen Plexus tritt nach Gadow (1891) somit bei manchen Carinaten, dagegen

bei keinem Ratiten ein. In der Region der Beine lassen sich schon alle drei bei adulten Tieren beschriebenen Nervengeflechte erkennen. Sie sind sowohl beim Embryo des Emu wie bei demjenigen der Ente kräftig ausgebildet, doch setzen sie sich bei ersterem aus einer grösseren Zahl von Spinalnerven zusammen. Der Plexus cruralis, der etwas vorne und oberhalb des Processus pectinealis des Iliumknorpels liegt, umfasst in dem vorliegenden Entwicklungsstadium von *Dromiceius* den 30. bis 34. Spinalnerv. Der hinterste, der N. furcalis, spaltet sich kurz nach Austritt aus dem Rückenmark in zwei Wurzeln. Nur die eine wendet sich nach vorne in den Plexus cruralis, die andere dagegen nach hinten in den Plexus ischiadicus. Bei *Anas* gabelt sich der entsprechende Nerv ebenfalls. Der Plexus cruralis besteht hier aus dem 26. bis 29. Spinalnerv. Dicht hinter der Grenze zwischen Ilium- und Ischiumknorpel findet man den Plexus ischiadicus. Bei *Dromiceius* treten der 34.—40., bei *Anas* der 29.—34. Spinalnerv in ihn ein. Der nur schwach ausgeprägte Plexus pudendus umfasst die 41.—43., resp. 35. und 36. Rückenmarksnerven. Im Hinblick auf die bereits festgestellte grössere Länge des Rumpfes beim Emu-Keimling im Vergleich zu den Carinatenkeimlingen ergibt die Auswertung der vorstehend gegebenen Ordnungszahlen der an der Bildung des Brachial- und Lumbalplexus beteiligten Nerven, dass beim Emu zwischen Arm- und Beinplexus 10 Spinalnervenpaare eingeschaltet sind, während bei der Ente nur 6 solche vorkommen. Die beim Emu grössere Zahl der zwischen Arm und Bein befindlichen Segmente stellt sicherlich ebenfalls ein primitives Verhalten dar.

Der definitive sympathische Grenzstrang zeigt beim Emu denselben Bau wie bei der Ente und den übrigen Carinaten-Embryonen. Er lässt deutlich seine metamere Gliederung erkennen und zieht in geringer Entfernung und ventral vom Rückenmark aus der Halsregion bis in die Sacralgegend. Seine Ganglien sind durch kräftige Nervenfaserbündel mit den Spinalganglien der gleichen Segmente verbunden. Da nach STRESEMANN (1927-34) das autonome Nervensystem bei sämtlichen Amnioten weitgehend übereinstimmt, lassen sich aus ihm in Bezug auf die Entwicklungshöhe des Emu verglichen mit jener der Carinaten oder Reptilien keine Anhaltspunkte gewinnen.

VI. BLUTGEFÄSSYSTEM.

Die Untersuchung des Blutgefässystems ist auf das Herz und die in dieses mündenden grossen Gefässtämme beschränkt worden, da die Einbeziehung des gesamten Gefässystems viel zu weit geführt und zudem auch Frontal- und Querschnitte, die nicht zur Verfügung standen, erheischt hätte.

A. Herz.

Die relativen Herzmasse in Dorsalwirbeleinheiten stimmen beim Emu mit denjenigen der Ente fast völlig überein. So betragen die grösste Länge (Herzspitze — dorsale Wand des linken Vorhofes) ca. 6,7, resp. 6,5, die grösste Dicke in der Längsrichtung des Körpers (vordere Wand des Bulbus cordis — hintere Wand der linken Kammer) bei beiden ca. 4,5 und die grösste Dicke in der Querrichtung des Körpers (äussere Wand der linken Kammer — äussere Wand des rechten Vorhofes) ca. 6,2, resp. 6,0 Dorsalwirbeleinheiten. Auch im Bau des Herzens zeigt sich eine fast vollständige Übereinstimmung zwischen den Embryonen von *Dromiceius*, *Anas* und *Gallus*. Die linke Herzkammer, zu welcher die Herzspitze gehört, fällt durch ihre Grösse und vor allem durch ihre dicke Wandung auf, die aus einem in Leisten und Balken gegliederten, dichten Muskelschwamm besteht. Ihr Hohlraum ist sehr geräumig. Von der rechten, etwas kleineren Kammer, wird sie durch das Septum interventriculare getrennt, dessen Lage äusserlich durch den Sulcus interventricularis angedeutet wird. Dieser ist beim Emu ebenso deutlich ausgeprägt wie bei den Carinatenkeimlingen. Hochstetter (1906) erwähnt ihn als eine Neubildung der Vögel, die den Reptilien noch völlig abgeht, während das Interventrikularseptum selbst schon bei den Crocodiliern als durchgehende Scheidewand auftritt. Das Foramen Panizzae der Crocodilier gehört, wie Greil (1903) gezeigt hat, ja gar nicht dem eigentlichen Septum interventriculare an, sondern ist eine funktionell bedingte, sekundäre Durchbrechung des Septum aorticum. Bei den vorliegenden Embryonen baut sich das Septum interventriculare wie die äussere Kammerwand aus einem vielleicht etwas weniger dichten Trabekelgeflecht auf und übertrifft diese sogar noch ganz deutlich an Dicke. Nach Roese (1890) soll dies auch beim adulten *Struthio*, *Casuarius*

und *Rhea* noch zutreffen, während bei den erwachsenen Carinaten die Kammerscheidewand etwas dünner als die übrigen Wände der linken Herzkammer ist. Die drei erwähnten Ratiten scheinen somit auch in diesem Merkmal sich primitiver zu verhalten als die Carinaten, welche nur embryonal einen Zustand aufweisen, der bei jenen zeitlebens erhalten bleibt. Die Vermutung liegt nahe, dass auch beim adulten *Dromiceius* dieselbe Eigentümlichkeit wie bei seinem nächsten Verwandten, dem Kasuar, vorkommt, doch ist mir darüber keine Angabe bekannt. Der rechte Ventrikel umgreift die Ventralfläche des linken halbmondförmig. Er besitzt 3-4 mal dünnere Aussenwände als dieser, doch finden sich auch hier die gegen den Hohlraum vorspringenden Muskelbälkchen (Trabeculae carneae), allerdings entsprechend der geringeren Wanddicke in viel kleinerer Zahl. Der Kammerhohlraum ist verhältnismässig gross. An der Dorsalseite der rechten Kammer und auf die linke übergreifend liegt der Bulbus cordis, der sich nach Hochstetter (1906) bei den Embryonen der Vögel äusserlich niemals durch eine so scharfe Furche wie bei denjenigen der Reptilien abgrenzen lässt. Der Emu unterscheidet sich in dieser Beziehung in keiner Weise von den Carinaten. Die Wandung des Bulbus cordis ist verdickt, die Scheidung des Bulbusrohres in Aorta- und Pulmonalisrohr bereits vollständig durchgeführt. Je drei dicke Semilunarklappen verschliessen die Ostien der beiden Rohre. Durch das trennende, dicke Septum aortico-pulmonale wird das Pulmonalisrohr auf die rechte Herzseite gedrängt und kommuniziert deshalb mit dem rechten Ventrikel, während das nach links verlagerte Aortenrohr mit dem linken Ventrikel in Verbindung getreten ist. Gerade an dieser Stelle ist jedoch die Trennung zwischen den beiden Ventrikeln wenigstens bei *Dromiceius* und *Anas* noch nicht vollständig, sodass noch ein ansehnliches Foramen interventriculare bestehen bleibt. Bei *Gallus* konnte es nicht mehr gefunden werden. Wie schon erwähnt, hat diese primäre Kommunikation zwischen rechter und linker Herzkammer mit dem Foramen Panizzae der Crocodilier nichts zu tun.

Die beiden Atrien unterscheiden sich von den Ventrikeln durch etwas geringere Grösse und ganz besonders durch die dünne, muskelschwache Wandung. Die die Kammern so kennzeichnenden Muskelbälkchen fehlen ihnen ganz. Das Septum atriorum, das trichterförmig in den linken Vorhof hineinragt und ihn damit vom

rechten trennt, ist noch sehr dünn und weist mehrere grössere, sekundär durchgebrochene (Keibel und Abraham, 1900) Löcher auf. Zur Schliessung dieser Lücken und damit zur gänzlichen Trennung kommt es nach Hochstetter (1906) erst nach dem Schlüpfen. Die Öffnungen zwischen den Atrien und den gleichseitigen Ventrikeln sind durch Endocardwülste eingeengt und mit Klappen versehen, die durch ihre Anordnung verhindern, dass das Blut aus den Kammern in die Vorhöfe zurückfliessen kann. Am linken Ostium venosum ragen eine ansehnliche, lappenförmige Endocardverdickung von der septalen Seite und eine bedeutend dünnere Klappe von der marginalen Seite her in den Ventrikel hinein. Das rechte Ostium besitzt dagegen nur noch eine einzige, grosse, marginale Atrioventrikularklappe. In der Ausbildung dieser Klappen, die schon ganz an die adulten Verhältnisse erinnern, stimmen alle drei untersuchten Embryonen (*Dromiceius*, *Anas*, *Gallus*) überein. Auf der rechten Seite des linken Vorhofes mündet der gemeinsame Stamm der beiden Lungenvenen ein, während der rechte Vorhof auf seiner caudalen Seite den wenig umfangreichen Sinus venosus aufnimmt. Seine Mündung stellt wie bei den Reptilien einen zwischen zwei ihn umgebenden, dünnen, faltenförmigen Sinusklappen liegenden Spalt dar. Die mehr links gelegene Klappe ist niedriger als die rechte.

Der bessern Übersicht halber sollen hier sämtliche Kommunikationsöffnungen der vier definitiven Hohlräume im embryonalen Vogelherz zusammengestellt werden: Sinus venosus—rechtes Atrium; Lungenvene—linkes Atrium; rechtes Atrium—linkes Atrium; rechtes Atrium—rechter Ventrikel; linkes Atrium—linker Ventrikel; linker Ventrikel—rechter Ventrikel (bereits geschlossen bei *Gallus*); rechter Ventrikel—Pulmonalisrohr; linker Ventrikel—rechtes Aortarohr.

B. Venen.

Die beiden Lungenvenen erscheinen bei allen untersuchten Embryonen als ziemlich weite, von den Lungen bis zum Herz verfolgbare Gefässe. Sie treten getrennt ins Pericard ein, vereinigen sich aber unmittelbar darnach zu einem kurzen Rohr, das vom linken Vorhof aufgenommen wird. Auch in Bezug auf die in den Sinus venosus mündenden grossen Körpervenen verhalten sich auf diesem Stadium die Embryonen noch gleichartig. Von den

beiden Seiten her kommen der linke und der rechte Ductus Cuvieri (spätere Venae cavae anteriores sinistra et dextra), der jederseits das Blut von der Vena cardinalis anterior und der Vena cardinalis posterior zum Herz führt. Von den Cardinalvenen sind jedoch nur die vorderen (spätere Venae jugulares internae sinistra et dextra) gut erhalten, die hinteren dagegen schon fast völlig geschwunden. Sie stellen bloss noch einen kurzen, dünnen, nach hinten gerichteten Blindsack an der Vereinigungsstelle mit der vorderen Cardinalvene dar. Von unten her nimmt der Sinus venosus den ausserordentlich weiten Ductus venosus auf, der die Leber durchsetzt und dort die grosse Vena cava inferior erhält, welche sich später zum Hauptvenenstamm entwickelt. Bei den adulten Vögeln lassen sich nach Art der Einmündung der grossen Venen in den rechten Vorhof drei Typen unterscheiden (vergl. Gasch, 1888; Roese, 1890; Gadow, 1891; Dal Piaz, 1912; Groebbels, 1932; Stresemann, 1927-34; Benninghoff, 1933). Bei *Rhea*, *Struthio* und *Casuarius* besteht ein einheitlicher Sinus venosus, in den die drei Hohlvenenstämme einmünden und der bei ersterer sogar noch deutlich vom Atrium abgegrenzt ist. *Dromiceius* schliesst sich diesen Ratiten-Typen an, da auch bei ihm die drei Mündungen dicht nebeneinander liegen, ohne durch hohe Septen getrennt zu sein (Dal Piaz, 1912). Die *Galli*, desgleichen die *Passeres* und *Columbae*, zeigen eine höhere Entwicklungsstufe, indem das bei den Ratiten nur niedrige Sinusseptum (eine Bindegewebsleiste im Sinus) viel mächtiger ist und so die linke vordere Hohlvene völlig von den beiden andern Hohlvenen trennt. Sie mündet in einen eigenen Sinus. Bei den *Anseres* und noch vielen andern Vögeln scheidet eine weitere hohe Querleiste auch noch die rechte vordere Hohlvene von der Vena cava inferior. Im embryonalen Verhalten aller Vögel ist von diesen drei verschiedenen Mündungsweisen der Hohlvenen die erstgenannte zuerst erkennbar; sie bleibt bei den Ratiten zeitlebens bestehen, weshalb die Ratiten auch in dieser Beziehung, was bereits von Stresemann (1927-34) hervorgehoben worden ist, als ursprünglicher anzusehen sind.

C. Aortenbogen.

Im vorliegenden Embryonalstadium von *Dromiceius*, *Anas* und *Gallus* sind die Carotiden-, der Aorta- und der Pulmonalisbogen bereits ausgebildet (Fig. 15 und 16), während vom 1., 2. und

5. Bogen keine Spur mehr nachweisbar ist. Der Truncus arteriosus ist entsprechend dem Bulbus cordis in Aorta- und Pulmonalisrohr geteilt. Der linke und der rechte Carotidenbogen entspringen an der gleichen Stelle aus dem rechten Aortabogen, laufen zuerst

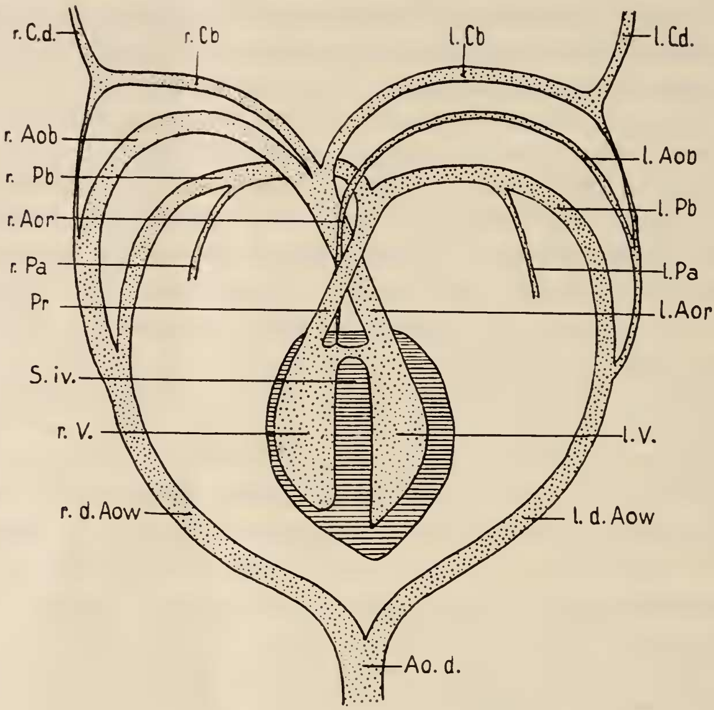


Fig. 15.
Dromiceius, 15-täg. Embryo.
Schema der Anordnung der Herzkammern und der Aortenbogen.

unter seitlichem Auseinanderweichen dorsalwärts, biegen dann im Bereiche des untern Halsansatzes scharf nach vorne um und ziehen in den Hals hinauf. Sie entsprechen von hier an den beiden bleibenden Carotides dorsales. Als Rest des nun fehlenden Stückes (dorsale Carotiswurzel) des ursprünglich vollständigen Bogens zieht von der Biegungsstelle ein dünner Strang nach hinten bis zum Aortabogen. Bei *Anas* und *Gallus* obliteriert er kurz nach seiner Abzweigung und wird immer schwächer; bei *Dromiceius* dagegen ist er noch ein beträchtliches Stück weit hohl und in seiner ganzen

Ausdehnung relativ gut erhalten. Offensichtlich darf auch hier die noch weniger weit fortgeschrittene Reduktion dieses später völlig verschwindenden Bogenstückes als das primitivere Verhalten bewertet werden. Die Carotides ventrales, die über den 3. Aortenbogen

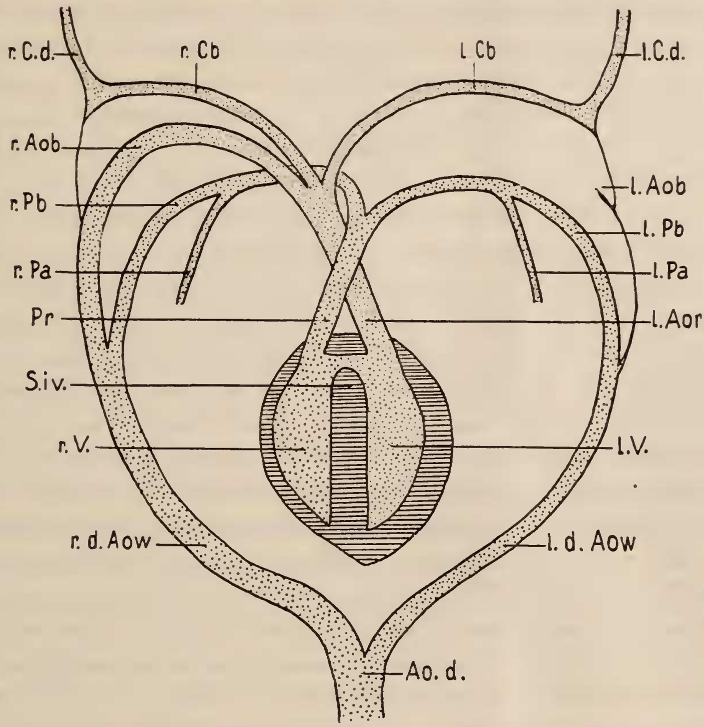


Fig. 16.
Anas, 8 ½-täg. Embryo.
Schema der Anordnung der Herzkammern und der Aortenbogen.

kranialwärts vorwachsende paarige Verlängerung des ursprünglich einheitlichen Truncus arteriosus, sind auf diesem Stadium bei allen untersuchten Embryonen bereits völlig zurückgebildet. Im Bereich des Aortabogens treten nun zwischen *Anas* und *Gallus* einerseits und *Dromiceius* andererseits noch beträchtlich grössere Unterschiede auf. Allerdings ist bei allen dreien der rechte eigentliche Aortabogen, wie das für die Vögel allgemein kennzeichnend ist, sehr kräftig. Er führt aus der linken Herzkammer heraus und

weist im Bereiche des Bulbus cordis die bereits erwähnten drei Semilunarklappen auf. Vom linken Aortabogen findet sich bei Ente und Huhn, wie auch bei *Vanellus* (GROSSER und TANDLER, 1909) und wohl allen übrigen entsprechenden Carinatenstadien nur noch ein ganz kümmerlicher, völlig obliterierter Rest vor, an den sich der dünne Strang der reduzierten dorsalen Carotiswurzel ansetzt. Er ist sehr kurz und reicht nicht in den Abschnitt des ehemaligen Truncus arteriosus hinein. Auch das an ihn anschliessende Stück der dorsalen Aortawurzel zeigt entsprechend bis zum Anschluss an den linken Pulmonalisbogen die gleiche Verkümmerung. Demgegenüber bietet *Dromiceius* Eigentümlichkeiten dar, die stark an die Verhältnisse bei den Reptilien erinnern (vergl. HOCHSTETTER, 1906, Fig. 110 und 114). Er besitzt auf diesem Stadium noch e i n e n v o l l s t ä n d i g e n l i n k e n A o r t a b o g e n , der sich distalwärts bis zum Eintritt in den Pulmonalisbogen in eine deutlich ausgebildete dorsale Aortawurzel fortsetzt. Gegenüber dem entsprechenden Gefäss der rechten Körperseite erscheint das Lumen allerdings etwa dreimal enger, doch ist dieses, mit Ausnahme der herznächsten Stelle, noch nirgends unterbrochen und enthält überall zahlreiche Blutkörperchen. Die linke Aortawurzel selbst lässt sich als getrennter Stamm wie bei den Reptilien bis in die rechte Herzkammer verfolgen, nur werden die Wandung immer dünner und das Lumen immer enger. Letzteres scheint kurz vor Eintritt des Gefässes in das Herz noch völlig zu verschwinden. Dass aber eine offene Kommunikation auf einem nur wenig jüngeren Stadium vorhanden gewesen sein muss, beweisen ja die vielen Blutkörperchen im Lumen des Bogens, die nur vom Herz her dorthin gelangt sein können. Aus diesem Verhalten darf geschlossen werden, dass sich beim Emu der Truncus arteriosus nicht wie bei den Carinaten (vergl. GADOW, 1891; HOCHSTETTER, 1906) offenbar von Anfang an nur in zwei, sondern wie bei den Reptilien-Embryonen in drei Arterienrohre sondert. Die Tabellen und die ergänzenden Darstellungen von KEIBEL und ABRAHAM (1900) über *Gallus* und diejenigen von GROSSER und TANDLER (1909) über *Vanellus* geben leider keine genauere Auskunft über die Entstehungsweise der Aortabogen, sprechen aber doch eher dafür, dass sich der Truncus arteriosus gleich von Anfang an nur in zwei Rohre gliedert. Eigene Untersuchungen an jüngern Embryonen von *Gallus* bestätigen die Darstellung von GADOW (1891), HOCHSTETTER (1906) und LILLIE

(1940), indem festgestellt wurde, dass hier keine Dreiteilung des Truncus arteriosus stattfindet. Dieser spaltet sich nur in Pulmonalisrohr und rechtes Aortarohr. Die Rückbildung des linken Aortabogens, die an seiner herznächsten Stelle einsetzt und in distaler Richtung fortschreitet, beginnt hier schon auf einem Embryonalstadium, in welchem der Truncus arteriosus noch völlig einheitlich erscheint. Allerdings ist auch beim Emu das 3. Rohr, eben die linke Aorta, im Gegensatz zum Verhalten bei den Reptilien, von Anfang an nur schwach entwickelt und zeigt damit die baldige Reduktion an. Immerhin weist *Dromiceius* mit der deutlichen Ausbildung eines linken Aortabogens und vor allem eines linken Aortarohres ein recht primitives Merkmal auf.

Hinsichtlich der beidseitigen Pulmonalisbogen verhält sich der Emu-Keimling gleich wie die entsprechenden Carinatenstadien, bei denen bekanntlich dieses Bogenpaar dieselben Umwandlungen durchmacht wie bei den Reptilien. Linker und rechter Bogen sind gut entwickelt und treten in gleicher Höhe in die beidseitigen dorsalen Aortenwurzeln ein. Von diesen erscheint die linke, die ja vor dieser Einmündungsstelle viel schwächer ausgebildet ist, gewissermassen als die direkte Fortsetzung des Pulmonalisbogens, der dadurch eine sekundäre Verlängerung erfährt. Beide dorsalen Aortenwurzeln treten weiter hinten zur gemeinsamen Aorta descendens zusammen. Mit ihren proximalen Enden, die im Bereiche des ehemaligen Truncus arteriosus liegen, vereinigen sich die beiden Pulmonalisbogen zum unpaaren, spiralig um das rechte Aortarohr gedrehten Pulmonalisrohr. Dieses führt in die rechte Herzkammer und besitzt im Bulbusteil gleich wie das rechte Aortarohr drei dicke Semilunarklappen. Ungefähr von der Mitte eines jeden der beiden Pulmonalisbogen führt ein noch sehr dünnes Gefäss in die Lunge der entsprechenden Körperseite. Es handelt sich um die eigentlichen Arteriae pulmonales. Das auf den vorliegenden Embryonalstadien noch völlig funktionierende dorsale Teilstück eines jeden Pulmonalisbogens, das sich zwischen dorsaler Aortenwurzel und dem Ursprung der Pulmonalarterie erstreckt, der sog. Ductus Botalli, obliteriert bekanntlich erst nach der Geburt mit dem Wechsel vom allantoiden zum pulmonalen Atemkreislauf und verschwindet dann vollständig.

VII. DARMROHR.

Von den übrigen Organsystemen wurde nur noch das eigentliche Darmrohr, jener Abschnitt des gesamten Verdauungssystems, der hinter der Rachenhöhle beginnt, durch Hals und Rumpf zieht und in der Kloake endigt, berücksichtigt, ohne aber die grossen Verdauungsdrüsen (Leber, Bauchspeicheldrüse), die ihrer Entstehung nach auch zum Darmrohr zu rechnen sind und deren Ausführungsgänge in dasselbe münden, in die Untersuchung miteinzubeziehen. Im Sinne von Maurer (1906), Pernkopf und Lehner (1937) und Jacobshagen (1937) zerfällt das Darmrohr bei allen Vögeln in drei hintereinander gelegene Hauptabschnitte, den Vorder-, Mittel- und Enddarm. Der vorderste Abschnitt erstreckt sich zwischen Rachenhöhle und Pylorus, der mittlere schliesst sich ihm an und reicht bis zur Eintrittstelle der paarigen Blinddärme, und der hinterste umfasst ausser den Blinddärmen das Stück bis zur Kloake. Die Kloake selbst wird im Anschluss an den Enddarm besprochen.

Bei allen drei untersuchten Embryonen (*Dromiceius*, *Anas*, *Gallus*) finden sich auf dem vorliegenden Stadium beinahe die genau gleichen Verhältnisse vor. Wo Unterschiede vorkommen, betreffen sie entweder nur geringfügige, wohl ordnungsbedingte, spezifische Eigentümlichkeiten oder dann kleinere Abweichungen, die durch individuell verschieden weit fortgeschrittene Differenzierung entstanden sind. Solche kommen ja nach Keibel und Abraham (1900) tatsächlich bei gleichaltrigen Embryonen derselben Tierart vor und müssen demnach wirklich als individuelle Schwankungen in der Entwicklungshöhe angesehen werden. Aus diesen Gründen kann auf die geringen Unterschiede zwischen den Embryonen kein allzu grosses Gewicht gelegt werden, sodass sich der Emu also auch im Hinblick auf die Anlage des Darmrohres durchaus wie die Carinaten verhält. Die nachstehende Beschreibung des Darmrohres des Keimlings von *Dromiceius*, welche in Anbetracht der Seltenheit des Objektes doch eingehender als weiterer dokumentarischer Beleg gegeben wurde (Fig. 17), trifft deshalb im allgemeinen auch für die Verhältnisse bei *Anas* und *Gallus* zu. Wo diese jedoch ein abweichendes Verhalten aufweisen, wird dies besonders hervorgehoben.

A. Vorderdarm.

Die Rachenhöhle, auf deren Ventralseite die Trachea einmündet (die Mündungsstelle ist noch durch einen Gewebepfropf verschlossen), setzt sich nicht scharf gegen den Oesophagus ab. Dieser

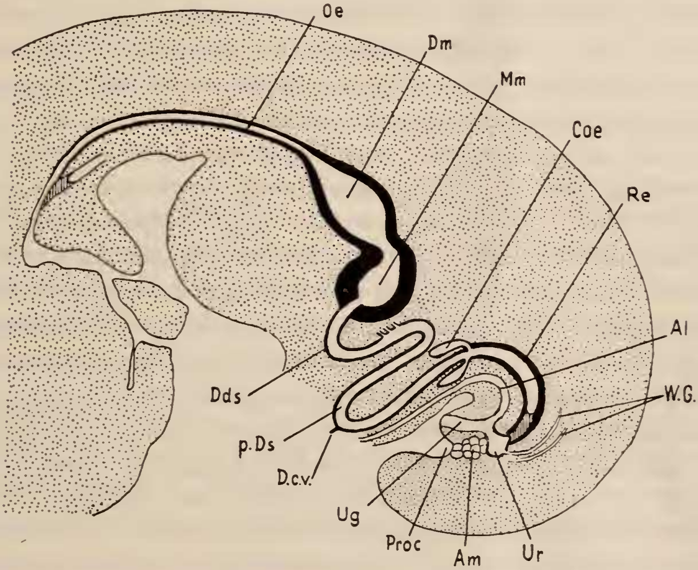


Fig. 17.
Dromiceius, 15-täg. Embryo.
Schema der Darmanlage in Seitenansicht.
(Kombinationszeichnung aus mehreren Schnitten.)
Vergr. 6,7 ×

ist ein einfaches, dünnwandiges, in der Mediansagittalebene gelegenes, nach der Dorsalseite hin gleichmässig konvexes Rohr, das keine weiteren Krümmungen oder gar Windungen aufweist. Er zieht durch den Hals hinab und ziemlich weit in den Rumpf hinein. Sein Lumen ist durchgehend und gleichmässig eng. Einzig bei *Gallus* zeigt es auf der Höhe des untern Halsansatzes eine ansehnliche, spindelförmige Erweiterung, die die Anlage des im erwachsenen Zustande wohl ausgebildeten Kropfes darstellt. Ein

solcher fehlt dagegen nach Gadow (1891) den adulten Tieren des Emu und der Ente. Der Kropf stellt ja bei allen Vögeln eine sekundäre Bildung dar, die rein funktionell durch die Anpassung an eine besondere Ernährungsweise bedingt wurde (Speicherung, event. Aufweichung harter Nahrung, speziell Körner) und somit keinerlei phylogenetische Bedeutung besitzt. Das untere Ende des Oesophagus erweitert sich sodann ziemlich rasch, jedoch gleichmässig zum Drüsenmagen, der als ein einheitlicher, birnförmig aufgetriebener und stark nach links und ventralwärts umgebogener Sack erscheint. Seine mittelstarke Wand ist überall gleich dick und beginnt eben eine drüsige Struktur anzunehmen. Bei *Gallus* hingegen sind die Drüsen schon in grosser Zahl und in weit fortgeschrittener, bläschenartiger Ausbildung vorhanden. Nach hinten links verengt sich der Drüsenmagen infolge einer besonders auf der cranialen Seite stark ausgeprägten, ringförmigen, kurzen Einschnürung. Hinter dieser tritt aber wieder eine ziemlich plötzliche und starke Erweiterung ein, die sich links und ventral vom Drüsenmagen befindet. Es handelt sich um den eigentlichen Muskelmagen, der eine ovale Form besitzt und im Rumpf eine ausgesprochene Querlage einnimmt. Die Wandung ist muskulös und im allgemeinen sehr dick, besonders bei *Anas* und *Gallus*. Sie erreicht bei diesen mehr als die vierfache Stärke der Wandung des Drüsenmagens, wechselt jedoch in der Wanddicke ziemlich beträchtlich und zeigt auf der ventralen Seite eine recht dünne Stelle. Das Lumen ist ziemlich gross und in der Längsrichtung des Rumpfes etwas zusammengedrückt. Bei *Dromiceius* ist der Muskelmagen eher etwas kleiner als der Drüsenmagen, ein Verhalten, das nach Fuerbringer (1888) auch dem erwachsenen Tiere zukommt. Demgegenüber zeigen *Anas* und *Gallus* sowohl embryonal wie adult gerade das umgekehrte Verhalten, indem hier nämlich der Muskelmagen den Drüsenmagen an Grösse bedeutend übertrifft. Wenn man bedenkt, dass der Kaumagen der Vögel eine spezifische Neuerwerbung derselben darstellt, die offensichtlich parallel zum Verluste der Zähne einherging und somit bei *Archaeopteryx*, wenn überhaupt, wohl erst in seinen frühesten Ausbildungsstufen vorhanden gewesen sein wird, dürfte in der gegensätzlichen Grössenentwicklung (Wandstärke, Volumen) des Kau- und Drüsenmagens beim Emu und bei den erwähnten Carinaten vielleicht doch ein primitiverer Zustand bei *Dromiceius* erblickt werden. Am Pylorus erscheint noch keiner-

lei Klappenbildung. Er liegt cranial auf der rechten Seitenwand des Muskelmagens.

B. Mitteldarm.

Der am Pylorus ansetzende Teil des Darmrohres weist ungefähr ein gleich weites Lumen wie der Oesophagus auf, doch ist seine Wandung etwas dicker als bei diesem. Er zieht sich gleichmässig nach rechts, zuerst in cranioventraler Richtung, biegt aber bald in zunehmendem Masse nach unten und hinten um und steigt schliesslich wieder in caudodorsaler Richtung auf. Durch diesen Verlauf kommt eine nach der Ventralseite convexe Schlinge mit einem absteigenden, vordern, linken Schenkel und einem aufsteigenden, hintern, rechten Schenkel zustande. Die beiden Enden der Schlinge sind ziemlich weit voneinander entfernt. Es handelt sich um die Duodenalschlinge, welche das nicht sehr umfangreiche, längliche, lappenförmige, drüsige Pankreas einschliesst. In diesen Darmabschnitt münden bekanntlich die Ausführungsgänge dieser Drüse und der Leber. Letztere hat auf diesem Entwicklungsstadium schon eine ausserordentliche Grösse erlangt, zerfällt in einen rechten und linken Lappen und zeigt den typischen trabeculären Bau. Für eine genaue Untersuchung der sehr feinen und zum Teil vielleicht erst im Entstehen begriffenen Ausführungsgänge der beiden Drüsen und ihrer Einmündungsstelle in den Darm eigneten sich die vorliegenden Schnitte wegen ihrer zu grossen Dicke nicht gut. Deshalb erheben die nachfolgenden Angaben über die Mündungsorte der Ausführungsgänge keinen Anspruch auf Vollständigkeit. Bei *Dromiceius* konnten am aufsteigenden Schenkel die dicht hintereinander liegenden Mündungen zweier Kanäle der Bauchspeicheldrüse festgestellt werden. Nur wenig weiter hinten liegt die Mündung eines Leberganges. Bei *Anas* mündet ein Pankreasgang gerade in den eigentlichen Bogen der Schlinge. In ziemlicher Entfernung davon, am aufsteigenden Schenkel, befindet sich die Mündung eines weitern Bauchspeichelganges und fast am Ende des Duodenums diejenige eines Leberganges. Bei *Gallus* liegen nach Lillie (1940) die Einmündungsstellen der Ausführungsgänge der Verdauungsdrüsen an der gleichen Stelle wie beim Emu-Keimling. Der dorsale Teil des aufsteigenden Duodenalschenkels biegt ganz allmählich erst in caudaler und schliesslich in ventraler Richtung

um. Es entsteht so ein nach der dorsalen Seite hin konvexer Bogen. Zugleich wendet sich das Darmrohr von hier aus wieder kontinuierlich nach links. Die Mitte dieses Bogens bildet die Grenze zwischen Duodenum und Ileum. Der ziemlich genau in ventraler Richtung absteigende Ileumteil zieht direkt zum Nabel hinunter und bildet dort ausserhalb des Körpers und innerhalb des Ansatzes des Nabelstiels, jedoch noch in der Nähe des Duodenalbogens, wie dieser einen ebenfalls nach der ventralen Seite hin konvexen, grössern Bogen, die sog. primitive Darmschlinge. Von hier geht das Diverticulum coecum vitelli, der obliterierte Überrest des frühern Ductus omphalo-entericus, zum Dottersack ab. Nach diesem Bogen wendet sich das Ileum wiederum der rechten Körperseite zu und steigt gleichzeitig dorsalwärts. Bei *Dromiceius* und *Anas* verlaufen der absteigende und aufsteigende Schenkel der primitiven Darmschlinge bis zur Mündung der Coeca ungefähr parallel. *Gallus* zeigt bereits eine etwas weiter fortgeschrittene Entwicklung, indem sich hier der aufsteigende Schenkel nach vorne und rechts wendet, dann eine kleine, nach hinten und links konvexe Schlinge beschreibt und schliesslich bis zu den Coeca wieder nach rechts und hinten zieht. Es hat hier also eine beträchtliche Verlängerung des aufsteigenden Schenkels der primitiven Darmschlinge stattgefunden, weshalb er sich in weitere Schlingen gelegt hat, ein Vorgang, der nach Gadow (1891) und Maurer (1906) bei sämtlichen Vogelembryonen eintreten soll. Die drei vorliegenden, sehr verschiedenen Vogelgruppen angehörenden Embryonen stellen nun eine recht interessante Reihe verschiedener Differenzierungshöhe der Darmanlage dar. Am fortgeschrittensten erweist sich der Embryo des Hühnchens, während jener der Ente noch mit jenem des Emu auf einer einfacheren Stufe steht. Nun aber ist zu sagen, dass beim adulten *Dromiceius*, wie bei den übrigen Ratiten, gegenüber den Carinaten nach den Befunden von Gadow (1891), Mitchell (1896 und 1901), Pycraft (1901) und Lowe (1928) in Bezug auf die Lagerung des Mitteldarmes Verhältnisse vorliegen, die als primitiver gelten dürfen und noch auffällig an den soeben beschriebenen, relativ einfachen embryonalen Zustand erinnern. Während somit später auch *Anas* eine weitere Komplikation in der Ausbildung der Darmschlingen erfährt, bleibt bei *Dromiceius* bis zum adulten Zustand am deutlichsten die relativ einfache Anordnung der Darmlagerung erhalten.

C. Enddarm.

Die beiden paarigen Coeca, die zu Beginn des Enddarmes auf der linken und rechten Seite voneinander getrennt in denselben einmünden, sind schon recht deutlich erkennbar. Es sind blind endigende Ausstülpungen des Darmrohres, die kopfwärts gerichtet sind und sich dem Ileum anlegen. Ihr Lumen und ihre Wandung sind allerdings beträchtlich dünner als diejenigen des Darmes selbst. Die vorliegenden Embryonen von *Anas* und *Gallus* zeichnen sich durch recht lange Coeca aus, ein Verhalten, das nach Gadow (1891) auch den erwachsenen Tieren eigentümlich ist. Dagegen besitzt der Emu sowohl im embryonalen wie auch im adulten Zustand nur relativ kurze Blinddärme. Nach Mitchell (1901) stellen lange, dünnwandige, am Verdauungsprozess mitbeteiligte Blinddärme ein primitives Verhalten dar. Die Coeca von *Dromiceius* sind jedoch offenbar stark reduziert und funktionell durch das lange und weite Rectum (Enddarm) ersetzt worden (Gadow, 1891), während sie nach Mitchell (1901) bei *Anas* und *Gallus* eine sekundäre Vergrösserung erfahren haben. Der Enddarm selbst zieht in der Mediansagittalebene als gleichmässig gekrümmtes, nach der dorsalen Seite hin konvexes Rohr zur Kloake. Seine Wandung ist bei gleich weitem Lumen deutlich dicker als diejenige des Mitteldarmes. Die Mündung in die Kloake zeigt keinerlei Klappenbildung; sie ist durch einen Gewebepfropf im Lumen des Darmrohres noch verschlossen.

D. Kloake.

Von den drei beim adulten Vogel vorhandenen Abteilungen der Kloake, Coprodaeum, Urodaeum und Proctodaeum, lassen sich auf dem vorliegenden Embryonalstadium erst die beiden letzteren nachweisen. Vom Coprodaeum, dem später grössten Abschnitt, der durch eine Erweiterung des Rectums entsteht, findet sich noch keine Spur vor. Dagegen ist das Urodaeum, das ebenfalls eine allseitige Erweiterung des darauffolgenden Enddarmabschnittes darstellt (Gasser, 1880), gut entwickelt. In diesen Raum münden auf der dorsalen Seite zwei äusserst feine und dünnwandige Kanäle, der rechte und der linke Wolff'sche Gang. Ventral vom Enddarm tritt von vorne her der medial gelegene, in seiner Weite stark

wechselnde, jedoch sehr dünnwandige Allantoisgang in das Urodaeum ein. Er verläuft ungefähr parallel mit dem Enddarm und hernach direkt in den Nabel hinein. In den rundlichen Geschlechtshöcker, der bei *Dromiceius* und *Anas* besonders kräftig entwickelt ist, sendet das Urodaeum in ventrocaudaler Richtung einen kurzen, unter der Spitze des Höckers blind endigenden Kanal. Dieser Gang der später beim Männchen zur offenen Samenrinne umgestaltet wird (POMAYER, 1902), erscheint bei *Dromiceius* recht weit, bei *Gallus* dagegen sehr eng. Bei *Anas* ist er unter der Spitze des Phallushöckers ebenfalls ziemlich weit, jedoch nicht durchgehend. Die frühe Anlage und gute Ausbildung des Geschlechtshöckers und des Uralganges (spätere Samenrinne beim Männchen) bei *Dromiceius* darf wohl als ein recht primitives Merkmal angesehen werden, da auch die Reptilien bekanntlich einen gut ausgebildeten Penis besitzen, der nach HEILMANN (1926) Besonderheiten aufweist, die denjenigen der Vögel gleichen. Einen bei diesen nur schwach ausgebildeten oder gar völlig fehlenden Penis hält FUERBRINGER (1888) für eine Rückbildung.

Gegen das Proctodaeum, das sich als ektodermale Hauteinstülpung zu erkennen gibt, ist das Urodaeum durch eine lockere, zum Teil maschige Gewebebrücke, den Kloakalpfropf, abgeschlossen. Die Durchbrechung dieser sog. Analmembran erfolgt nach GASSER (1880) beim Hühnchen erst am 17. Bebrütungstag. Die Bursa Fabricii, die nach POMAYER (1902) aus einem Endothelspross der dorsalen Wand des Urodaeums hervorgeht und sekundär mit dem Proctodaeum in offene Verbindung tritt, kann bei *Dromiceius* noch nicht mit Sicherheit erkannt werden. Dagegen besitzt sie bei *Anas* und *Gallus* schon ein eigenes Lumen, doch ist ihr Zusammenhang mit dem Urodaeum noch deutlich wahrnehmbar. Mit dem Proctodaeum besteht hingegen noch keine direkte Verbindung. Die Bedeutung der Bursa Fabricii als Bildungsstätte von Lymphzellen wurde von JOLLY (1915) klargelegt. Während die Bursa im adulten Zustand bei den Carinaten nur klein ist oder sogar fehlen kann und mit dem Proctodaeum nur durch eine enge Öffnung kommuniziert, ist sie bei den Ratiten gross und steht in weiter Verbindung mit dem Proctodaeum (vergl. FORBES, 1877; FUERBRINGER, 1888; GADOW, 1891). Immerhin ist sie unter den Ratiten gerade bei *Dromiceius* relativ wenig umfangreich.

VIII. DISKUSSION DER UNTERSUCHUNGSERGEBNISSE.

Über die Phylogenie der Ratiten stehen sich heute noch, wie schon in der Einleitung kurz erwähnt worden ist, zwei hauptsächliche Ansichten gegenüber. Die eine, die neuerdings durch LOWE (1928) wieder vertreten und auch weiter ausgebaut worden ist, nimmt an, dass die Ratiten direkt von flugunfähigen Reptilienvorfahren hervorgegangen und zu keiner Zeit ihrer Stammesgeschichte im Besitze der Flugfähigkeit gewesen seien. Sie stellten demnach eine von den Carinaten scharf getrennte, einheitliche und in vielen Merkmalen primitive Gruppe von Vögeln dar. Dort, wo bei ihnen eine unbestreitbare Rückbildung ihrer vorderen Extremität eingetreten ist, sei diese durch die Reduktion eines primitiven, generalisierten, flugunfähigen Sauropsidenarmes und nicht eines flugfähigen Carinatenflügels entstanden. Die andere Auffassung, die schon von FUERBRINGER (1888) wohl begründet worden ist und in neuester Zeit auch von STRESEMANN (1927-1934), LAMBRECHT (1933) und ABEL (1939) vertreten wird, besagt, dass die Vorfahren der heutigen Ratiten die Flugfähigkeit besessen und eine allerdings relativ primitive carinatenartige Ausbildung erlangt hätten. Von diesen sog. Protocarinaten seien dann im Laufe der Zeit einerseits durch Weiterentwicklung in der einmal eingeschlagenen Richtung die heutigen Carinaten entstanden, während andererseits, wohl an verschiedener Stelle und zu verschiedener Zeit, sich einzelne Formen auf eine rein kursorische Lebensweise spezialisiert und damit auch sekundär die Flugfähigkeit verloren hätten. Aus diesen sich abzweigenden Gruppen seien infolge der konvergenten Anpassung an die terricole Lebensweise und entsprechender Entwicklung die äusserlich recht einheitlich erscheinenden Ratiten hervorgegangen. Ob die Protocarinaten die Flugfähigkeit schon als rein terrestrische, kursorische Lebewesen (z. B. FUERBRINGER, 1888) oder erst später, nachdem sie zu einer kletternden, wohl arboricolen Lebensweise übergegangen sind (z. B. FUERBRINGER, 1902; STEINER, 1922; ABEL, 1939), erworben haben, spielt bei dieser Ansicht im Hinblick auf die gegenseitige Stellung der Carinaten und Ratiten keine Rolle. Dagegen weicht die Auffassung NOPCSA's (1907, 1923 und 1929),

von dieser zweiten Auffassung über die Stammesgeschichte der Ratiten wesentlich ab und nähert sich dem von Lowe (1928) eingenommenen Standpunkt. Er nimmt nämlich an, die Vorfahren der Ratiten seien nie zu einer kletternden Lebensweise übergegangen, sondern stets kursorische Typen geblieben, die jedoch die Flugfähigkeit, wenn vielleicht auch nur in bescheidenem Masse, unbedingt erlangt hätten. Später sei infolge der Spezialisation auf eine rein kursorische Lebensweise das Flugvermögen wieder verloren gegangen. Bei den Carinaten hätte sich hingegen das Flugvermögen immer weiter entwickelt und damit eine ständig zunehmende Unabhängigkeit vom rein terrestrischen Verhalten ermöglicht. Schliesslich sei dann wenigstens ein Teil von ihnen zur arboricolen Lebensweise übergegangen.

Die vorliegende morphologische Untersuchung der beiden Keimlinge von *Dromiceius* und entsprechender Entwicklungsstadien von Carinaten, besonders von *Anas* und *Gallus*, lieferte nun neben vielen Befunden, die als ganz allgemeine Sauropsidenmerkmale anzusehen sind, auch eine grosse Zahl von Ergebnissen, die mehr oder weniger bedeutungsvolle Anhaltspunkte für die Beurteilung der Stammesgeschichte der betreffenden Vertreter der Ratiten und Carinaten innerhalb des Sauropsidenstammes darstellen.

Zunächst sei festgestellt, dass sich der Keimling von *Dromiceius* gegenüber denjenigen der Carinaten tatsächlich in manchen Merkmalen durch ein ursprünglicheres, reptilienähnliches Verhalten auszeichnet. Solche im Sinne Steiner's (1936) als wirklich primitiv zu bewertende Merkmale des Keimlings von *Dromiceius* sind: Schlanker, gleichmässig nach aufwärts gekrümmter Unterkiefer mit bis zum hintern Augenrande reichender Mundspalte; grosse, paarige Opercularfalten mit deutlichem, vorknorpeligem Gewebekern als Überrest eines Opercularskelettes; relativ schlanker, langgestreckter, walzenförmiger Rumpf; frühes Erscheinen und kräftige Ausbildung des knorpeligen Processus basitrabecularis auf der Unterseite jeder Trabekelendigung der Schädelbasis; grosse Zahl von Rumpfwirbeln und postacetabularen Wirbeln; relative Kürze des knorpeligen Coracoids; der embryonal vorhandene rechte Winkel zwischen Ilium einerseits und Pubis und Ischium andererseits verkleinert sich bis zum adulten Zustand nur auf einen spitzen Winkel, während er bei den Carinaten auf 0° zurückgeht; Vorkommen des Pisiforme im

Tarsus; relativ starke Ausbildung der V. Zehe mit gut verknorpeltem Skelett; Gehirn relativ langgestreckt und schmal; Hirnstamm gegenüber der Basis des Telencephalons massig; relativ schwach ausgebildete Stammganglien des Telencephalons; relativ massige und gestreckte Mittelhirnbasis; grössere Zahl von Spinalnervenpaaren zwischen Arm und Bein; Herzkammerscheidewand, nicht nur wie bei den Carinaten embryonal, sondern wahrscheinlich zeitlebens dicker als Aussenwand der linken Kammer; lebenslängliches Verharren der Mündungsweise der drei Hohlvenenstämme in den linken Vorhof auf einem an die embryonalen Verhältnisse erinnernden Zustand, der bei den Carinaten-Embryonen nur vorübergehend auftritt; weniger weit fortgeschrittene Reduktion der dorsalen Carotiswurzel; vollständiger, längere Zeit funktionierender linker Aortabogen; ehemaliger Truncus arteriosus nicht nur in zwei, sondern in drei Arterienrohre geteilt; geringere Grösse und Wanddicke des Muskelmagens gegenüber dem Drüsenmagen; lebenslängliches Verharren der Darmlagerung auf einem Zustand, der stark an das bei allen Vogelembryonen anfänglich auftretende Verhalten erinnert; frühe Anlage und gute Ausbildung des Geschlechtshöckers und des Uralganges.

Demgegenüber steht aber die Tatsache, dass Merkmale des Embryos von *Dromiceius*, die mit Eigentümlichkeiten der Carinatenkeimlinge, nicht aber der Reptilienkeimlinge übereinstimmen, recht zahlreich sind. Als solche dürfen gelten: Typisch vogelartiger Gesamteindruck; Körperproportionen (z. B. vertikale und horizontale Breite des ganzen Körpers); allgemeine Kopfform; gut ausgeprägte Mittelhirnwölbung; Gesamthabitus der vorderen Extremität, die abgesehen von der geringeren Grössenentwicklung, äusserlich durchaus carinatenartig ist (Richtung der Winkelung; nur drei Fingerstrahlen); frühe Beinanlage äusserlich wie bei terrestrischen Carinaten-Embryonen; Anlage der Federpapillen (relative Grösse derselben und relativ geringe Dichte gegenüber dem adulten Verhalten); im allgemeinen gleichartige Verknorpelungsweise des Skelettes; im allgemeinen nur geringfügige Proportionsunterschiede der Elemente des knorpeligen Schädelskelettes; nur ein Branchialbogenpaar; beträchtliche Zahl der Halswirbel; getrennte Verknorpelung von Coracoid und Scapula; relativ kleiner, spitzer Winkel zwischen Humerus und Radius; Ulna anfänglich gleich

dick wie Radius; Auftreten der gleichen Skelettelemente der Hand in der für die Carinaten-Embryonen charakteristischen, die starke ulnare Abduktion zum Ausdruck bringenden Lage; als Knorpelfortsatz des Iliums sekundär entstandener Processus pectinealis; Oppositionsstellung des Metatarsale I; im allgemeinen carinatenartige Ausprägung des Zentralnervensystems; Grösse und äussere Form des Telencephalons; schwach ausgeprägter Bulbus olfactorius; kräftiger Chiasmawulst; mächtige Entwicklung des Mittelhirnes (Lobi optici); Weiterentwicklung der embryonalen Kleinhirnanlage zum reichgegliederten Cerebellum des adulten Tieres; wahrscheinlich im Entstehen begriffene Ausbildung des Sinus rhomboidalis; Bau und relative Grösse des Herzens und dessen Abteilungen; deutlich ausgeprägter Sulcus interventricularis; Bulbus cordis äusserlich nicht durch scharfe Furche von den Herzkammern abgegrenzt; kräftige Ausbildung des rechten Aortabogens und des rechten Aortarohres; allgemeine Gliederung des Darmrohres; Magen in Drüsen- und Muskelmagen geteilt; getrennte Mündung der Coeca.

Als sekundär eingetretene Reduktionsmerkmale gegenüber den Carinatenkeimlingen sind folgende Erscheinungen beim Embryo von *Dromiceius* anzusehen: Spätes Erscheinen der Federpapillen; frühzeitiges Zurückbleiben der Entwicklung der vorderen Extremitäten; frühzeitiger Stillstand der Längenentwicklung des Humerus und der Dickenentwicklung der Ulna; verspätet und unvollständig eintretende Verknorpelung des Handskelettes; verspätetes und unvollständiges Erscheinen der Phalangen der Hand; frühzeitige, völlige Reduktion von Handwurzelknochen; beginnende Reduktion des Metacarpale I; frühzeitiges und deutliches Zurückbleiben des Metatarsale I; früher, völlig eintretender Schwund des ersten und fünften Tarsale; abgerundete, konische Form des Schwanzes; ventralwärts eingerollter Ventriculus terminalis des Rückenmarkes; Fehlen der Intumescentia cervico-brachialis; kümmerlicher Plexus brachialis.

Von progressiven Merkmalen, die vor allem im Hinblick auf die einseitige Spezialisierung des adulten Emu auf die kursorische Lebensweise zu verstehen sind, weist der Embryo gegenüber den Carinatenkeimlingen folgende Eigentümlichkeiten auf: Beginnende Verlängerung des Halses (grössere Zahl der Halswirbel); rasche, bedeutende Grössenzunahme der hinteren Extremi-

täten; mächtig entwickeltes Ilium; relativ dicke Tibia; beginnende, ausserordentliche Streckung und Kräftigung der Metacarpalia II-IV, besonders des III.; mächtige Intumescentia lumbo-sacralis; kräftiger Plexus sacralis.

Zu den spezifischen Eigentümlichkeiten sind endlich wohl zu zählen: Sehr grosse, stark hervortretende Augen; paarige, frühzeitig schwindende Hautfalten auf der Hinterkopfseite; zunehmende Verschmälerung des Brustkorbes; frühzeitiges Auftreten der Kralle an der mittleren, III. Zehe; mehrere Endknöpfchen der Chorda dorsalis.

Vergleicht man nun diese verschiedenen Merkmalsgruppen nach ihrer stammesgeschichtlichen Bedeutung miteinander, so ergibt sich eindeutig, dass sich die erwähnte Ansicht Lowe's (1928) von der direkten Ableitung der Ratiten aus flugunfähigen Sauriervorstufen nicht halten lässt. Es sprechen zu viele Tatsachen dagegen und keine einzige, wirklich stichhaltige dafür. Vor allem können jene Eigenschaften des Emu-Keimlings, in welchen er mit den Carinaten-Embryonen übereinstimmt und in welchen er sich von den Reptilien-Embryonen entfernt, nicht durch die Lowe'sche Theorie erklärt werden. Allein schon die Tatsache, dass die vordere Extremität des Embryo von *Dromiceius* als typischer Flügel angelegt ist und in der Anordnung ihrer Skelettelemente eine deutliche ulnare Abduktion aufweist, die sich, wie bei den Carinaten, nur im Zusammenhang mit der Erwerbung der Flugfähigkeit ausgeprägt haben kann, spricht mit aller Deutlichkeit gegen diese Theorie. Der Einwand Lowe's (1928), bei den Ratiten sei die Pterylose primitiver als bei den Carinaten, wird durch das verspätete Erscheinen der Federpapillen, durch deren identische Anlage mit jener der Carinaten, sowie durch ihre sekundär stattfindende Vermehrung widerlegt. Die Annahme, die beim adulten Tiere einheitliche Coracoscapula sei eine auch embryonal einheitlich entstandene Bildung und könne als solche nicht von einem flugfähigen Vorfahren stammen, ist unrichtig und spricht damit gerade für die abgelehnte Ansicht. Auch das primitivere Verhalten des Gaumenskelettes und der gut ausgebildete Processus basipterygoideus der adulten Ratiten stellt keineswegs einen ernsthaften Einwand dar, da ja auch die Protocarinaten paläognath gewesen sein müssen. Während die Carinaten im Laufe ihrer weiteren Stammesgeschichte neognath wurden, bewahrten die

Ratiten die Paläognathie. Übrigens darf dem unterschiedlichen Bau des Palatoquadratums der adulten Vögel kein allzu grosser phylogenetischer Wert beigemessen werden, da es sich hier um relativ spät in der Ontogenie auftretende Verschiedenheiten handelt. Ferner spricht auch die grosse Zahl der Wirbel keineswegs gegen die Ableitung von *Dromiceius* von flugfähigen Vorfahren, wie LOWE (1928) annimmt, da ja die Wirbelzahl der Protocarinaten unbekannt, jedoch zweifellos grösser gewesen ist als bei den rezenten Carinaten (vergl. *Archaeopteryx*). Die Ratiten haben sich zweifellos auch in dieser Hinsicht konservativer gezeigt als die der einmal eingeschlagenen, auf Steigerung des Flugvermögens zielenden Entwicklung stets unterworfenen Carinaten. Gleiches gilt auch für die primitivere Darmlagerung der Ratiten. Auch stellt die von LOWE (1928) erwähnte gemeinsame Mündung der Coeca, soweit mir bekannt ist, keineswegs ein allgemeines Ratitenmerkmal dar, sondern wurde von GADOW (1891) und PYCRAFT (1901) ausdrücklich nur als Besonderheit von *Struthio* erwähnt. Auf alle Fälle besitzt der Embryo von *Dromiceius* getrennte Mündungen der Coeca.

Gegen die Ansicht von NOPCSA (1907, 1923 und 1929), die Ratiten stammten wohl von flugfähigen, jedoch stets nur kursorischen, zu keiner Zeit kletternden, reptilienartigen Formen ab, spricht allein schon die Tatsache, dass beim Embryo von *Dromiceius* die I. Zehe wie bei den entsprechenden Carinatenstadien eine ausgesprochene Oppositionsstellung zeigt. Ihre Opposition weist doch ganz eindeutig auf die Funktion als Greifzehe hin, als welche sie nicht nur bei den meisten Carinaten, sondern schon bei *Archaeopteryx* tatsächlich ausgebildet gewesen ist. Eine opponierte erste Zehe konnte aber nur in einem arboricolen Sitzfuss entstehen. Es erscheint ganz ausgeschlossen, dass der Sitzfuss und damit die Opponierbarkeit der Grosszehe im Zusammenhang mit der kursorischen Lebensweise entstanden sein sollte. Wie wenig der ausgeprägte Lauffuss eine Greifzehe verträgt, lässt ja gerade ihre frühzeitige Reduktion beim Emu erkennen, die sogar stärker als jene der ebenfalls reduzierten V. Zehe ist.

Es bleibt also nur noch die von FUERBRINGER (1888) erstmals begründete Ansicht über die Entstehung der Ratiten aus flugfähigen Protocarinaten übrig. Sie erscheint als die einzig mögliche Auffassung. Für die einmal erworbene Flugfähigkeit der Vorfahren

von *Dromiceius* zeugt am eindrücklichsten die unzweifelhaft vogelflügelartige embryonale Anlage der vorderen Extremitäten. Im weiteren lassen sich noch besonders folgende Merkmale in dieser Hinsicht auswerten: Getrennte Verknorpelung von Coracoid und Scapula; kräftige Entwicklung des Chiasmawulstes und des Mittelhirnes (Lobi optici); reich gegliedertes Cerebellum; Trennung des Drüsen- und Muskelmagens (Verlust der Zähne). Für die Abstammung von einem carinatenartigen Vorfahren sprechen ferner die vielen Merkmale des Emu-Keimlings, in denen er vollkommen mit den rezenten Carinaten-, nicht aber mit den Reptilien-Embryonen übereinstimmt. Manche primitivere Züge des embryonalen wie adulten *Dromiceius* gegenüber den Carinaten werden durch die selbstverständliche Annahme, dass sich die Protocarinaten in ihren Merkmalen primitiver verhalten haben müssen als ihre Nachkommen, ohne weiteres verständlich. Während sich der Zweig, der die heutigen Carinaten lieferte, immer stärker auf die einmal erworbene und noch nicht sehr bedeutende Flugfähigkeit spezialisierte und so eine starke Progression in denjenigen Merkmalen erfuhr, die mehr oder weniger direkt durch das Fliegen betroffen werden, blieben die Ratiten gerade in diesen Merkmalen relativ stationär und damit gegenüber den rezenten Carinaten primitiv. Dagegen erfuhren sie infolge ihrer Spezialisierung auf die kursorische Lebensweise eine stärkere Förderung in solchen Merkmalen, die für das Laufen wichtig sind. Aus diesem Grunde zeigen sich vor allem im Bereiche der hinteren Extremitäten gegenüber den Carinaten zahlreiche progressive Merkmale. Andere Organe, die infolge der Änderung der Lebensweise ausser Funktion gesetzt wurden (z. B. Flügel und Innervation derselben), erfuhren dagegen eine weitgehende Reduktion.

Die vielen primitiven, reptilienartigen Merkmale des Embryo von *Dromiceius* lassen es nun durchaus als wahrscheinlich erscheinen, dass die Abzweigung dieses Ratiten von den Carinaten auf einem phylogenetisch sehr frühen Stadium, auf welchem die Protocarinaten in ihrem Körperbau noch sehr zahlreiche, reptilienartige Züge aufwiesen, erfolgt sein muss. Auch Nauck (1930 *b*) hat schon auf Grund der ontogenetischen Veränderungen des Coracoscapularwinkels eine ausserordentlich frühe phylogenetische Divergenz der Ratiten und Carinaten angenommen. Nach meinen Befunden lassen sich ausserdem besonders folgende Erscheinungen

beim Emu-Keimling für diese Annahme verwerten: Die I. Zehe ist im Gegensatz zu derjenigen der entsprechenden Carinatenstadien stärker reduziert als die V. (vergl. S. 352); Teilung des Truncus arteriosus in drei Arterienrohre.

Aus allen diesen Feststellungen ergibt sich die eindeutige Schlussfolgerung: Der Ratite *Dromiceius* stammt von flugfähigen, arboricolen Protocarinaten ab, die sich in manchen Merkmalen viel ursprünglicher verhalten haben müssen als die rezenten Carinaten. Die Trennung dieses ratitenartigen Vogels vom Stamme der Carinaten erfolgte auf einer sehr frühen phylogenetischen Stufe.

IX. ZUSAMMENFASSUNG DER HAUPTRESULTATE.

1. Es wurde versucht, an Hand eines Vergleichs der Organisation eines 15-tägigen Embryos von *Dromiceius novaehollandiae* mit entsprechenden Entwicklungsstadien carinater Vögel die alte Streitfrage zu entscheiden, ob die Ratiten entweder eine selbständige Entwicklung von terrestrischen, flugunfähigen Vorfahren genommen haben oder zusammen mit den Carinaten von flugfähigen Protocarinaten abzuleiten sind.

2. Als neuartiges Hilfsmittel wurde die Methode der Glasplattenrekonstruktion ausprobiert, welche sich auch für embryologische Zwecke als sehr leistungsfähig erwiesen hat.

3. *Dromiceius* erscheint als 15-tägiger Embryo im allgemeinen sowohl in seiner äussern Körperform als auch in der Organisation seiner innern Organe (Skelett, Zentralnervensystem, Herz, Blutgefässe und Darmanlage) durchaus carinatenartig. Daneben weist er aber manche Merkmale auf, die deutlich primitiver als bei den entsprechenden Carinaten-Embryonen ausgebildet sind.

4. Bei *Dromiceius* verknorpelt die Pars canicularis (Ohrkapsel) unabhängig von der Pars occipitalis der Basalplatte.

5. Die Fussplatte der späteren Columella auris stellt bei *Dromiceius*, *Anas* und *Gallus* das Endstück des Hyomandibulare dar. Sie verknorpelt im Zusammenhang mit diesem und unabhängig von der Pars canicularis.

6. Die Verknorpelung der Rippen erfolgt bei *Dromiceius*, *Anas* und *Gallus* unabhängig von derjenigen der Wirbel. In der Pars dorsalis und in der Pars ventralis einer jeden Sternalrippe treten je ein selbständiges Verknorpelungszentrum auf. Die Sternalleiste verknorpelt unabhängig von den Rippen.

7. Im Gegensatz zu den Carinaten-Embryonen, welche eine unpaare Opercularfalte besitzen, zeigt der 15-tägige Emu-Embryo ein Paar auffällige, rundliche Opercularpapillen. Im Innern dieser Papillen konnte ein prochondraler Gewebekern nachgewiesen werden, der als Rest eines Opercularskelettes gedeutet wurde. Bei *Anas* und *Gallus* konnte keine Spur dieses Opercularskelettes gefunden werden.

8. Scapula, Coracoideum und Humerus verknorpeln bei *Dromiceius* wie auch bei *Anas* und *Gallus* unabhängig voneinander. Knorpelzentren, die der Clavicula entsprechen würden, konnten bei keinem dieser Embryonen gefunden werden. Die Clavicula entsteht offenbar als reiner Deckknochen.

9. Trotz der schon frühzeitig eintretenden, sehr starken Rückbildung der vorderen Extremität bei *Dromiceius* gleicht dieselbe doch in allen ihren Merkmalen durchaus der typischen Vogelflügelanlage. Insbesondere konnten in ihrer Skelettanlage dieselben Elemente und in der gleichen, für den Carinatenflügel charakteristischen Anordnung nachgewiesen werden.

10. Auch die Beinanlage des Emu stimmt mit der ursprünglichen Sitzbeinanlage der Carinaten-Embryonen weitgehend überein. Sie erweist sich jedoch trotz der frühzeitig eintretenden progressiven Entwicklung zum typischen Laufbein in einzelnen Merkmalen als ursprünglicher (Anlage des Pisiforme; Rudiment der V. Zehe stärker entwickelt als dasjenige der I. Zehe).

11. Der von HEILMANN (1926) für *Archaeopteryx* hervorgehobene prinzipielle Unterschied im Verhalten ihrer Tarsalia gegenüber den rezenten Vögeln besteht nicht. Die angebliche Verschmelzung der Tarsalia mit den entsprechenden Metatarsalia beruht auf einer irrtümlichen Deutung der nachweisbaren Verhältnisse.

12. Die bei den Carinatenkeimlingen vorhandene Intumescentia cervico-brachialis des Rückenmarks fehlt schon dem 15-tägigen

Embryo von *Dromiceius*, was offenbar ein mit der frühzeitigen Rückbildung der Flügel im Zusammenhang stehendes Reduktionsmerkmal darstellt.

13. Bei *Dromiceius* besitzt der 15-tägige Embryo eine stark reptilienähnliche Ausbildung der aus dem Herzen führenden grossen



Fig. 18.
Rekonstruktionsmodell des 15-täg. Embryo von *Dromiceius*.

Arterienstämme (Dreiteilung des Truncus arteriosus; durchgehender linker Aortabogen), die in dieser Ursprünglichkeit bei den Carinaten nicht mehr zu finden ist.

14. Das Verhältnis zwischen Drüsen- und Muskelmagen zeigt beim Emu-Embryo im Gegensatz zu den Carinaten-Embryonen das primitivere Verhalten, bei welchem der Drüsenmagen stärker entwickelt ist.

15. Die paarigen Coeca münden auch beim Emu-Embryo wie bei den Carinaten mit getrennten Öffnungen in den Enddarm.

16. Aus allen Befunden ergibt sich eindeutig die Schlussfolgerung, dass *Dromiceius* von einem flugfähigen, arboricolen Protocarinaten abzuleiten ist. Die embryonale Anlage zahlreicher primitiver Merkmale weist darauf hin, dass die Trennung vom gemeinsamen Vogelstamme auf einer phylogenetisch sehr frühen Stufe erfolgt sein muss.

X. ERKLÄRUNG DER IN DEN TEXTFIGUREN VERWENDETEN ABKÜRZUNGEN.

Al	Allantoisgang
Am	Analmembran
Ao.d.	Aorta descendens
B.olf.	Bulbus olfactorius
Bp	Basalplatte
ca	Carpale
Ce	Cerebellum
c.f.d.	Centrale fibulare distale
c.f.p.	Centrale fibulare proximale
Ch.d.	Chorda dorsalis
Chk	Chordakrücke
Chw	Chiasmawulst
Coe	Coecum
Cor	Coracoideum
c.r.d.	Centrale radiale distale
c.r.p.	Centrale radiale proximale
c.t.d.	Centrale tibiale distale
c.t.p.	Centrale tibiale proximale
c.u.d.	Centrale ulnare distale
c.u.p.	Centrale ulnare proximale
D.c.v.	Diverticulum coecum vitelli
Dds	Duodenalschlinge
Dm	Drüsenmagen
Ds	Dorsum sellae
Ekn	Endknöpfchen
Ep	Epiphyse
F	Fibula
fi	Fibulare
H	Humerus
Hysp	Hypochordalspange
i	Intermedium
Inf	Infundibulum
l.Aob	linker Aortabogen
l.Aor	linkes Aortarohr
l.Cb	linker Carotidenbogen
l.C.d.	linke Carotis dorsalis
l.d.Aow	linke dorsale Aortenwurzel
L.opt.	Lobus opticus
l.Pa	linke Pulmonalarterie
l.Pb	linker Pulmonalisbogen
l.V.	linker Ventrikel
mc	Metacarpale
Mm	Muskelmagen
Msr	knorpelige Mesenchymröhre
mt	Metatarsale
N.	Gehirnnerv
Ocb	Occipitalbogen
Oe	Oesophagus
Pa	Paraphyse
p.Ds	primitive Darmschlinge
Ph	Praehallux
pi	Pisiforme
Pp	Praepollex
P.pn.	Processus praenasalis
Pr	Pulmonalisrohr
Proc	Proctodaeum
Pst.p.d.	Poststernalrippe, pars dorsalis
Pst.p.v.	Poststernalrippe, pars ventralis
R	Radius
ra	Radiale
r.Aob	rechter Aortabogen
r.Aor	rechtes Aortarohr
r.Cb	rechter Carotidenbogen
r.C.d.	rechte Carotis dorsalis
r.d.Aow	rechte dorsale Aortawurzel
Re	Rectum
Rm	Rückenmark
R.opt.	Recessus opticus
r.Pa	rechte Pulmonalarterie
r.Pb	rechter Pulmonalisbogen
R.T.	Rathke'sche Tasche
r.V.	rechter Ventrikel
Sa.i.	Saccus infundibuli
Sc	Scapula
S.io.	Septum interorbitale
S.iv.	Septum interventriculare
S.n.	Septum nasi
Sp.	Spinalnerv
Sphp	Sphenolateralplatte
Stg	Stammganglion
Stl	Sternalleiste
St.p.d.	Sternalrippe, pars dorsalis
St.p.v.	Sternalrippe, pars ventralis
Su.ie.	Sulcus intraencephalicus
T	Tibia
ta	Tarsale
ti	Tibiale
Tr.c.	Trabecula communis
U	Ulna
u	Ulnare
Ug	Uralgang
Ur	Urodaeum
Ve.m.a.	Velum medullare anterius
Ve.m.p.	Velum medullare posterius
Ve.t.	Velum transversum
V.te.	Ventriculus terminalis
W.G.	Wolff'scher Gang
Wk	Wirbelkörper

I, II, III, IV, V = Finger-, resp. Zehenstrahlen I—V.

XI. LITERATURVERZEICHNIS.

1939. Abel, O. *Das Reich der Tiere: Tiere der Vorzeit in ihrem Lebensraum.* Berlin.

1922. Adolphi, H. *Über den Brustkorb und die Wirbelsäule der Vögel.* Z. Anat. Entw.gesch., LXV.

1883. Baur, G. *Der Tarsus der Vögel und Dinosaurier.* Morphol. Jb., VIII.

1934. Beer, G. R. de, and Barrington, E. J. *The Segmentation and Chondrification of the Skull of the Duck.* Phil. Trans. R. Soc. London, B. CCXXIII.

1933. Benninghoff, A. *Herz*, in: Handb. vergl. Anat. Wirbeltiere, herausgegeben von Bolk, Göppert, Kallius, Lubosch. VI. Bd. Berlin und Wien.

1930. Boas, J. E. V. *Über das Verhältnis der Dinosaurier zu den Vögeln.* Morphol. Jb. LXIV.

1906. Broom, R. *On the Early Development of the Appendicular Skeleton of the Ostrich, with Remarks on the Origin of Birds.* Trans. S. Afr. Philos. Soc., XVI.

1920. Duerden, J. E. *Methods of Degeneration in the Ostrich.* J. Genetics, IX.

1877. Forbes, W. A. *On the Bursa Fabricii in Birds.* Proc. Zool. Soc. London.

1883. Froriep, A. *Zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule, insbesondere des Atlas und Epistropheus und der Occipitalregion. I. Beobachtungen an Hühnerembryonen.* Arch. Anat. Physiol., Anat. Abt.

1888. Fuerbringer, M. *Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel.* Bd. I und II. Amsterdam.

1902. —— *Zur vergleichenden Anatomie des Brustschulterapparates und der Schultermuskeln.* Jena. Z. Naturw., XXXVI.

1891. Gadow, H. und Selenka, E. *Vögel.* Bronn, Kl. Ord., VI. Bd., 4. Abt., 1. u. 2. Teil, 1893.

1888. Gasch, R. *Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Herzens der Vögel und Reptilien.* Arch. Naturg., LIV.

1880. Gasser, E. *Die Entstehung der Kloakenöffnung bei Hühner-Embryonen.* Arch. Anat. Physiol., Anat. Abt.

1906. Gaupp, E. *Die Entwicklung des Kopfskelettes*, in: Handb. vergl. exp. Entwicklungsl. Wirbeltiere, von O. Hertwig, I. Bd., 2. Teil. Jena.

1864. Gegenbaur, C. *Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. I. Carpus und Tarsus.* Leipzig.

1903. Greil, A. *Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Herzens und des Truncus arteriosus der Wirbeltiere.* Morphol. Jb., XXXI.

1932. Groebbels, F. *Der Vogel: Bau, Funktion, Lebenserscheinung, Einpassung*, I. Bd. Berlin.

1909. Grosser, O. und Tandler, J. *Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte des Kiebitzes (Vanellus cristatus)*, in: Keibel, Normentafeln zur Entwicklungsgesch. d. Wirbeltiere, Heft 9. Jena.

1934. Haller von Hallerstein, V. *Äussere Gliederung des Zentralnervensystems*, in: Handb. vergl. Anat. Wirbeltiere, herausgegeben von Bolk, Göppert, Kallius, Lubosch, II. Bd., 1. Hälfte. Berlin und Wien.

1926. Heilmann, G. *The Origin of Birds.* London.

1906. Hochstetter, F. *Die Entwicklung des Blutgefässystems*, in: Handb. vergl. exp. Entwicklungsl. Wirbeltiere, von O. Hertwig, III. Bd., Teil 2*a*. Jena.

1924. Homes, J. H. *On the Development of the Clavicula and the Sternum in Birds and Mammals.* Tijdschr. Nederl. dierk. Ver., ser. 2, XIX.

1937. Jacobshagen, E. *Mittel- und Enddarm: Rumpfdarm*, in: Handb. vergl. Anat. Wirbeltiere, herausgegeben von Bolk, Göppert, Kallius, Lubosch, III. Bd. Berlin und Wien.

1926. Jager, J. *Über die Segmentierung der Hinterhauptregion und die Beziehung der Cartilago acrochordalis zur Mesodermkommissur.* Morphol. Jb., LVI.

1915. Jolly, J. *La bourse de Fabricius et les organes lympho-épithéliaux.* Arch. Anat. micr. Paris, XVI.

1888. Kann, M. *Das vordere Chordaende.* Inaug. Diss. Erlangen.

1906. Keibel, F. *Die Entwicklung der äusseren Körperform der Wirbeltierembryonen, insbesondere der menschlichen Embryonen aus den ersten zwei Monaten*, in: Handb. vergl. exp. Entwicklungsl. Wirbeltiere, von O. Hertwig, I. Bd., 2. Teil. Jena.

1900. Keibel, F. und Abraham, K. *Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des Huhnes (Gallus domesticus)*, in: Keibel, Normentafeln zur Entwicklungsgesch. d. Wirbeltiere, Heft 2. Jena.

1918. Knopfli, W. *Beiträge zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte des Brustschulterskelettes bei den Vögeln.* Jena. Z. Naturw., LV.

1901. Kulczycki, W. *Zur Entwicklungsgeschichte des Schultergürtels bei den Vögeln, mit besonderer Berücksichtigung des Schlüsselbeines (Gallus, Columba, Anas).* Anat. Anz., XIX.

1906. Kupferer, K. von. *Die Morphogenie des Centralnervensystemes,* in: Handb. vergl. exp. Entwicklungsl. Wirbeltiere, von O. Hertwig, II. Bd., 3. Teil. Jena.

1933. Lambrecht, K. *Handbuch der Paläornithologie.* Berlin.

1913. Lebedinsky, N. G. *Beiträge zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte des Vogelbeckens.* Jena. Z. Naturw., L.

1914. —— *Über den Processus pectinealis des Straussenbeckens und seine phylogenetische Bedeutung.* Anat. Anz., XLVI.

1917. —— *Ontogenetische Gestaltveränderung des Meckel'schen Knorpels der Sauropsiden.* Anat. Anz., L.

1940. Lillie, F. R. *The Development of the Chick.* 2. Edition, revised. New York.

1885. Lindsay, B. *On the Avian Sternum.* Proc. Zool. Soc. London.

1928. Lowe, P. R. *Studies and Observations bearing on the Phylogeny of the Ostrich and its Allies.* Proc. Zool. Soc. London.

1921. Mathews, G. M. und Iredale, T. *A Manuel of the Birds of Australia,* Vol. I. London.

1906. Maurer, F. *Die Entwicklung des Darmsystems,* in: Handb. vergl. exp. Entwicklungsl. Wirbeltiere, von O. Hertwig, II. Bd., 1. Teil. Jena.

1888. Mehnert, E. *Untersuchungen über die Entwicklung des Os pelvis der Vögel.* Morphol. Jb., XIII.

1895. —— *Demonstration von vier Straussenembryonen.* Verh. anat. Ges., IX.

1935. Miranda-Ribeiro, A. de. *On some Fœtal and Postfœtal Characters of Mammals and Birds, concerning Scales, Hairs and Feathers.* Proc. Zool. Soc. London,

1896. Mitchell, P. Ch. *On the Intestinal Tract of Birds.* Proc. Zool. Soc. London.

1901. —— *On the Intestinal Tract of Birds: with Remarks on the Valuation and Nomenclature of Zoological Characters.* Trans. Linn. Soc. London, Serie 2, Zool., VIII.

1874. Mivart, St. G. *The Axial Skeleton of the Ostrich.* Trans. Zool. Soc. London, VIII.

1874. MORSE, E. *On the Tarsus and Carpus of Birds.* Ann. Lyc. nat. Hist. New York, X.

1880. —— *On the Identity of the Ascending Process of the Astragalus in Birds with the Intermedium.* Anniv. Mem. Boston Soc.

1894-96. NASSONOW, N. *Zur Entwicklungsgeschichte des afrikanischen Strausses (Struthio camelus L.).* Arb. Kabinett zool. Labor. Univ. Warschau.

1895. —— *Über das Operculum der Embryonen des Struthio camelus L.* Zool. Anz., XVIII.

1896. —— *Zur Frage über das Operculum bei den Vögeln.* Zool. Anz., XIX.

1930*a*. NAUCK, E. Th. *Beiträge zur Kenntnis des Skeletts der paarigen Gliedmassen der Wirbeltiere.* VII. *Der Coracoscapularwinkel am Vogelschultergürtel.* Morphol. Jb., LXIV.

1930*b*. —— *Die ontogenetischen Änderungen des Coracoscapularwinkels beim Huhn.* Anat. Anz., LXVIII.

1907. NOPCSA, F. *Ideas on the Origin of Flight.* Proc. Zool. Soc. London.

1923. —— *On the Origin of Flight in Birds.* Proc. Zool. Soc. London.

1929. —— *Noch einmal Proavis.* Anat. Anz., LXVII.

1895. NORSA, E. *Recherches sur la morphologie des membres antérieurs des oiseaux.* Arch. ital. Biol., XXII.

1904. OORT, E. D. VAN. *Beitrag zur Osteologie des Vogelschwanzes.* Inaug. Diss. Bern.

1891. PARKER, T. J. *Observations on the Anatomy and Development of Apteryx.* Phil. Trans. R. Soc. London. B. CLXXXII.

1866. PARKER, W. K. *On the structure and development of the skull in the Ostrich tribe.* Phil. Trans. R. Soc. London, CLVI.

1869. —— *On the structure and development of the skull in the common fowl (Gallus domesticus).* Phil. Trans. R. Soc. London, CLIX.

1888. —— *On the secondary carpals, metacarpals.* Proc. R. Soc. London.

1889. —— *On the structure and development of the wing in the common fowl.* Phil. Trans. R. Soc. London, CLXXIX.

1937. PERNKOPF, E. und LEHNER, J. *Vorderdarm*, in: Handb. vergl. Anat. Wirbeltiere, herausgegeben von Bolk, Göppert, Kallius, Lubosch, III. Bd. Berlin und Wien.

1912. PIAZ, A. M., DAL. *Über die Herzmuskelklappe des australischen Strausses.* Anat. Anz., XL.

1928. Piiper, J. *On the Evolution of the Vertebral Column in Birds, illustrated by its Development in Larus and Struthio.* Phil. Trans. R. Soc. London, B, CCXVI.

1902. Pomayer, C. *Die Vögel* (A. Fleischmann. *Morphologische Studien über Kloake und Phallus der Amnioten*). Morphol. Jb., XXX.

1914. Prein, F. *Die Entwicklung des vordern Extremitätenskelettes beim Haushuhn.* Z. Anat. Entw.gesch., LI.

1901. Pycraft, W. P. *On the Morphology and Phylogeny of the Palaeognathae (Ratitae and Crypturi) and Neognathae (Carinatae).* Trans. zool. Soc. London, XV.

1937. Rolshoven, E. *Rekonstruktionen histologischer Objekte auf durchsichtigen Werkstoffen.* Z. wiss. Mikrosk., LIV.

1890. Roese, C. *Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Herzens der Wirbeltiere.* Morphol. Jb., XVI.

1873. Rosenberg, A. *Über die Entwicklung des Extremitätenskelettes bei einigen durch die Reduktion ihrer Gliedmassen charakteristischen Wirbeltieren.* Z. wiss. Zool., LXX.

1906. Schauinsland, F. *Die Entwicklung der Wirbelsäule nebst Rippen und Brustbein*, in: Handb. vergl. exp. Entwicklungsl. Wirbeltiere, von O. Hertwig, III. Bd., Teil 2*b*. Jena.

1891. Selenka, E. Siehe unter Gadow, H. und Selenka, E.

1911. Sieglbauer, F. *Zur Entwicklung der Vogelextremität.* Z. wiss. Zool., XCVII.

1907. Sonies, F. *Über die Entwicklung des Chondrocraniums und der knorpeligen Wirbelsäule bei den Vögeln.* Petrus Camper, IV.

1922. Steiner, H. *Die ontogenetische und phylogenetische Entwicklung des Vogelflügelskelettes.* Acta zool. Stockh., III.

1934. —— *Über die embryonale Hand- und Fuss-Skelettanlage bei den Crocodiliern, sowie über ihre Beziehungen zur Vogel-Flügelanlage und zur ursprünglichen Tetrapoden-Extremität.* Rev. suisse Zool., XLI.

1936. —— *Über die äussere Gestaltung eines fünfzehntägigen Embryos des Emus, Dromiceius novaehollandiae (Lath.).* Rev. suisse Zool., XLIII.

1938. —— *Der „Archaeopteryx"-Schwanz der Vogelembryonen.* Vjschr. naturf. Ges. Zürich, LXXXIII, Beibl. 30.

1927-1934. Stresemann, E. *Aves.* Handb. Zool., VII. Bd., 2. Hälfte.

1896. Suschkin, P. *Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Schädels der Raubvögel.* Anat. Anz., XI.

1899. —— *Zur Morphologie des Vogelskelettes. 1. Schädel von Tinnunculus.* Mém. Soc. Natural. Moscou, XVI, 2.

1924. Terni, T. *Ricerche sulla cosidetta sostanza gelatinosa (corpo glicogenico) del midollo lombo-sacrale degli uccelli.* Arch. Ital. Anat. Embriol., XXI.

1899. Voeltzkow, A. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien. I. Biologie und Entwicklung der äussern Körperform von Crocodilus madagascariensis.* Abh. Senckenberg. naturf. Ges., XXVI.

1887. Wray, R. S. *On some Points in the Morphology of the Wings of Birds.* Proc. Zool. Soc. London.

1890. Zehntner, L. *Beiträge zur Entwicklung von Cypselus melba.* Arch. Naturg., LVI.